ISSN, 0376-2726

MEMORIE DELLA SOCIETÀ ITALIANA DI SCIENZE NATURALI
E DEL
MUSEO CIVICO DI STORIA NATURALE DI MILANO

Volume XXIV - Fasc. I

GIOVANNI PINNA

OSTEOLOGIA DI *DREPANOSAURUS UNGUICAUDATUS*, LEPIDOSAURO TRIASSICO DEL SOTTORDINE *LACERTILIA*

con 12 figure nel testo e 2 tavole fuori testo

Sezione di Paleontologia del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

MILANO
10 giugno 1984

Elenco delle Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

VOLUME I.

I - CORNALIA E., 1865 - Descrizione di una nuova specie del genere *Felis: Felis jacobita* (Corn.), *9 pp., 1 tav.*
II - MAGNI-GRIFFI F., 1865 - Di una specie d'*Hippolais* nuova per l'Italia, *6 pp., 1 tav.*
III - GASTALDI B., 1865 - Sulla riescavazione dei bacini lacustri per opera degli antichi ghiacciai. *30 pp., 2 figg., 2 tavv.*
IV - SEGUENZA G., 1865 - Paleontologia malacologica dei terreni terziarii del distretto di Messina. *88 pp., 8 tavv.*
V - GIBELLI G., 1865 - Sugli organi riproduttori del genere *Verrucaria*, *16 pp., 1 tav.*
VI - BEGGIATO F. S., 1865 - Antracoterio di Zovencedo e di Monteviale nel Vicentino, *10 pp., 1 tav.*
VII - COCCHI I., 1865 - Di alcuni resti umani e degli oggetti di umana industria dei tempi preistorici raccolti in Toscana. *32 pp., 4 tavv.*
VIII - TARGIONI-TOZZETTI A., 1866 - Come sia fatto l'organo che fa lume nella lucciola volante dell'Italia centrale (*Luciola italica*) e come le fibre muscolari in questo ed altri Insetti ed Artropodi. *28 pp., 2 tavv.*
IX - MAGGI L., 1865 - Intorno al genere Aeolosoma. *18 pp., 2 tavv.*
X- CORNALIA E., 1865 - Sopra i caratteri microscopici ferti dalle Cantaridi e da altri Coleotteri facili a confondersi con esse. *40 pp., 4 tavv.*

VOLUME II.

I - ISSEL A., 1866 - Dei Molluschi raccolti nella provincia di Pisa, *38 pp.*
II - GENTILLI A., 1866 - Quelques considérations sur l'origine des bassins lacustres, à propos des sondages du Lac de Come. *12 pp., 8 tavv.*
III - MOLON F., 1867 - Sulla flora terziaria delle Prealpi venete. *140 pp.*
IV - D'ACHIARDI A., 1866 - Corallarj fossili del terreno nummulitico delle Alpi venete. *54 pp., 5 tavv.*
V - COCCHI I., 1866 - Sulla geologia dell'alta Valle di Magra. *18 pp., 1 tav.*
VI - SEGUENZA G., 1866 - Sulle importanti relazioni paleontologiche di talune rocce cretacee della Calabria con alcuni terreni di Sicilia e dell'Africa settentrionale. *18 pp., 1 tav.*
VII - COCCHI I., 1866 - L'uomo fossile nell'Italia centrale. *82 pp., 21 figg., 4 tavv.*
VIII - GAROVAGLIO S., 1866 - *Manzonia cantiana, novum Lichenum Angiocarporum genus propositum atque descriptum. 8 pp., 1 tav.*
IX - SEGUENZA G., 1867 - Paleontologia malacologica dei terreni terziari del distretto di Messina (Pteropodi ed Eteropodi). *22 pp., 1 tav.*
X - DÜRER B., 1867 - Osservazioni meteorologiche fatte alla Villa Carlotta sul lago di Como, ecc. *48 pp., 11 tavv.*

VOLUME III.

I - EMERY C., 1873 - Studii anatomici sulla *Vipera Redii*. *16 pp., 1 tav.*
II - GAROVAGLIO S., 1867 - *Thelopsis, Belonia, Weitenwebera et Limboria, quatuor Lichenum Angiocarpeorum genera recognita iconibusque illustrata. 12 pp., 2 tavv.*
III - TARGIONI-TOZZETTI A., 1867 - Studii sulle Cocciniglie. *88 pp., 7 tavv.*
IV - CLAPARÈDE E. R. e PANCERI P., 1867 - Nota sopra un Alciopide parassito della *Cydippe densa* Forsk. *8 pp., 1 tav.*
V - GAROVAGLIO S., 1871 - *De Pertusariis Europae mediae commentatio. 40 pp., 4 tavv.*

VOLUME IV.

I - D'ACHIARDI A., 1868 - Corallarj fossili del terreno nummulitico dell'Alpi venete. Parte II. *32 pp., 8 tavv.*
II - GAROVAGLIO S., 1868 - *Octona Lichenum genera vel adhuc controversa, vel sedis prorsus incertae in systemate, novis descriptionibus iconibusque accuratissimis illustrata. 18 pp., 2 tavv.*
III - MARINONI C., 1868 - Le abitazioni lacustri e gli avanzi di umana industria in Lombardia. *66 pp., 5 figg., 7 tavv.*
IV - (Non pubblicato).
V - MARINONI C., 1871 - Nuovi avanzi preistorici in Lombardia. *28 pp., 3 figg., 2 tavv.*

NUOVA SERIE

VOLUME V.

I - MARTORELLI G., 1895 - Monografia illustrata degli uccelli di rapina in Italia. *216 pp., 46 figg., 4 tavv.*
(Del vol. V non furono pubblicati altri fascicoli).

VOLUME VI.

I - DE ALESSANDRI G., 1897 - La pietra da cantoni di Rosignano e di Vignale. Studi stratigrafici e paleontologici. *104 pp., 2 tavv., 1 carta.*
II - MARTORELLI G., 1898 - Le forme e le simmetrie delle macchie nel piumaggio. Memoria ornitologica. *112 pp., 63 figg., 1 tav.*
III - PAVESI P., 1901 - L'abbate Spallanzani a Pavia. *68 pp., 14 figg., 1 tav.*

VOLUME VII.

I - DE ALESSANDRI G., 1910 - Studi sui pesci triasici della Lombardia. *164 pp., 9 tavv.*
(Del vol. VII non furono pubblicati altri fascicoli).

VOLUME VIII.

I - REPOSSI E., 1915 - La bassa Valle della Mera. Studi petrografici e geologici. Parte I. *pp. 1-46, 5 figg., 3 tavv.*
II - REPOSSI E., 1916 (1917) - La bassa Valle della Mera. Studi petrografici e geologici. Parte II. *pp. 47-186, 5 figg., 9 tavv.*
III - AIRAGHI C., 1917 - Sui molari d'elefante delle alluvioni lombarde, con osservazioni sulla filogenia e scomparsa di alcuni Proboscidati. *pp. 187-242, 4 figg., 3 tavv.*

VOLUME IX.

I - BEZZI M., 1918 - Studi sulla ditterofauna nivale delle Alpi italiane. *pp. 1-164, 7 figg., 2 tavv.*
II - SERA G. L., 1920 - Sui rapporti della conformazione della base del cranio colle forme craniensi e colle strutture della faccia nelle razze umane. - (Saggio di una nuova dottrina craniologica con particolare riguardo dei principali cranii fossili). *pp. 165-262, 7 figg., 2 tavv.*
III - DE BEAUX O. e FESTA E., 1927 - La ricomparsa del Cinghiale nell'Italia settentrionale-occidentale, *pp. 263-320, 13 figg., 7 tavv.*

VOLUME X.

I - DESIO A., 1929 - Studi geologici sulla regione dell'Albenza (Prealpi Bergamasche). *pp. 1-156, 27 figg., 1 tav., 1 carta.*
II - SCORTECCI G., 1937 - Gli organi di senso della pelle degli Agamidi. *pp. 157-208, 39 figg., 2 tavv.*
III - SCORTECCI G., 1941 - I recettori degli Agamidi. *pp. 209-326, 80 figg.*

VOLUME XI.

I - GUIGLIA D., 1944 - Gli Sfecidi italiani del Museo di Milano (*Hymen.*). *pp. 1-44, 4 figg., 5 tavv.*
II-III - GIACOMINI V. e PIGNATTI S., 1955 - Flora e Vegetazione dell'Alta Valle del Braulio. Con speciale riferimento ai pascoli di altitudine. *pp. 45-238, 31 figg., 1 carta.*

ISSN, 0376-2726

MEMORIE DELLA SOCIETÀ ITALIANA DI SCIENZE NATURALI
E DEL
MUSEO CIVICO DI STORIA NATURALE DI MILANO

Volume XXIV - Fasc. I

GIOVANNI PINNA

OSTEOLOGIA DI *DREPANOSAURUS UNGUICAUDATUS*, LEPIDOSAURO TRIASSICO DEL SOTTORDINE *LACERTILIA*

con 12 figure nel testo e 2 tavole fuori testo

Sezione di Paleontologia del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

MILANO
10 giugno 1984

GIOVANNI PINNA

Osteologia di *Drepanosaurus unguicaudatus*, lepidosauro triassico del sottordine *Lacertilia*.

Riassunto. — Viene effettuata la descrizione anatomica e la ricostruzione dello scheletro dell'olotipo di *Drepanosaurus unguicaudatus*, PINNA 1980.

Il *Drepanosaurus unguicaudatus* è un lepidosauro del Triassico superiore attribuito al sottordine *Lacertilia* (sottordine *Eolacertilia* sensu ESTES, 1983). Lo scheletro, rinvenuto nelle rocce noriche delle Prealpi Bergamasche, manca del cranio. L'anatomia generale ed alcuni caratteri del tutto particolari, quali la sviluppatissima falange ungueale del 2° dito della mano e la presenza di un rostro caudale, inducono a ritenere che il *Drepanosaurus* sia un rettile scavatore.

La presenza nel Triassico superiore di forme altamente specializzate quali *Drepanosaurus*, *Icarosaurus* e *Kuehneosaurus* sta ad indicare che l'inizio della storia evolutiva dei *Lacertilia* fu caratterizzato da una radiazione adattativa che portò ad una veloce differenziazione del gruppo in forme diverse, caratterizzate da adattamenti assai spinti.

Abstract. — Osteology of *Drepanosaurus unguicaudatus*, triassic Lepidosaur of the suborder *Lacertilia*.

In this work the Author gives the anatomical description and the reconstruction of the skeleton of the holotype of *Drepanosaurus unguicaudatus* Pinna, 1980.

Drepanosaurus unguicaudatus is a Triassic Lepidosaur belonging to the suborder *Lacertilia* (suborder *Eolacertilia* sensu Estes, 1983). The skeleton, found in the noric rocks of the Prealps near Bergamo, lacks the skull. The general anatomy and some utterly peculiar characters, like the much developed last phalanx of the 2nd finger of the hand and the presence of a caudal rostrum lead to think that *Drepanosaurus* is a digging reptile.

The occurrence in the Upper Triassic of highly specialized forms like *Drepanosaurus*, *Icarosaurus* and *Kuehneosaurus* indicates that the evolutionary history of *Lacertilia* was characterized by an adaptive radiation that led to a rapid differentiation of the group in many forms, characterized by very high adaptations.

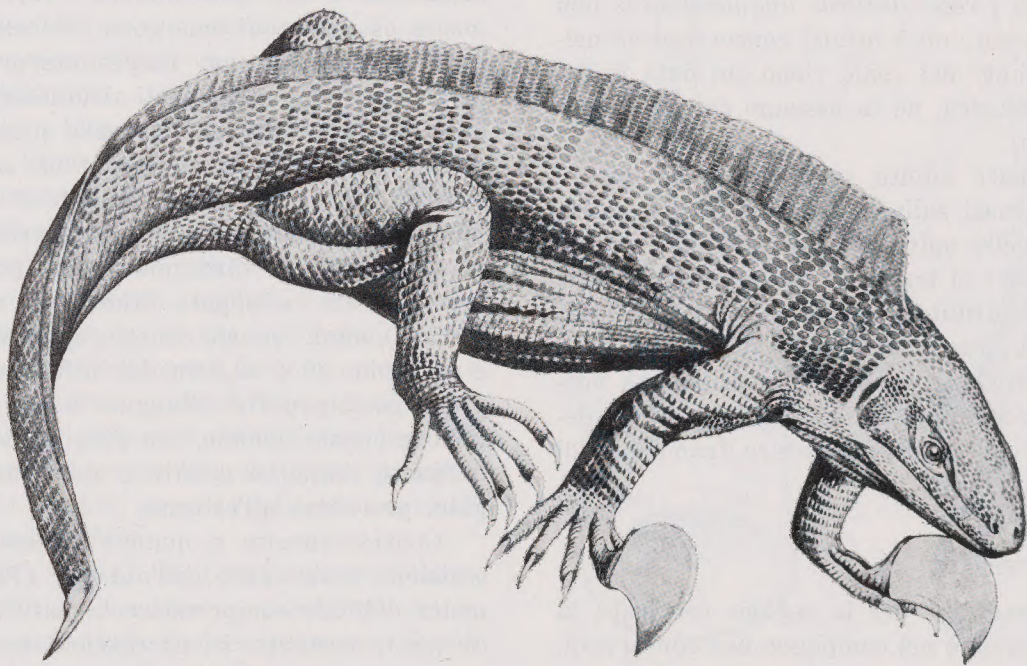



Fig. 1. — Ricostruzione di *Drepanosaurus unguicaudatus* (Disegno di M. Demma)

INTRODUZIONE

Il genere *Drepanosaurus*, con l'unica specie *Drepanosaurus unguicaudatus*, fu da me descritto nel 1980, in una nota preliminare. Questa forniva la descrizione sommaria dell'animale basata su uno scheletro adulto (olotipo) e su due giovani individui, rinvenuti fra il 1977 e il 1980 nelle rocce della formazione di Zorzino del Norico superiore, affioranti in Val Bruciata, presso l'abitato di Cene, nel comune di Zogno (Bergamo).

Il presente lavoro costituisce la naturale prosecuzione della nota preliminare del 1980 e si prefigge la descrizione dettagliata dell'anatomia dello scheletro del genere *Drepanosaurus* e la sua ricostruzione, basate sull'esemplare adulto.

Questo è un esemplare pressoché completo della lunghezza complessiva di circa 38 cm (collo e testa esclusi). Esso manca della testa, asportata prima della fossilizzazione, probabilmente dall'attacco di un predatore, e presenta una frattura a circa metà del dorso, dovuta alla medesima causa. L'esemplare è fossilizzato in norma laterale ad eccezione del cinto scapolare e degli arti anteriori, la cui anomala posizione e la cui dislocazione sono dovute al già citato attacco subito dall'animale prima della fossilizzazione. Lo scheletro postcraniale è completo e ben conservato, molte delle connessioni anatomiche fra le ossa sono mantenute.

L'analisi dello scheletro ha portato al riconoscimento di tutti gli elementi ad eccezione di due, sui quali persistono notevoli dubbi: un elemento presente in prossimità delle spine neurali delle prime vertebre dorsali, costituito da lembi di pelle ripiegati sostenuti da pezzi basali ossei, le cui relazioni con lo scheletro risultano oscure; un osso assai sviluppato situato in connessione anatomica ventralmente a quella che ritengo essere la prima vertebra caudale, osso che difficilmente può essere interpretato come l'emapofisi di tale vertebra.

E' necessario ricordare che per buona parte è ipotetica la ricostruzione della clavicola, non completamente visibile perché coperta da altre ossa, e di sviluppo del tutto inusuale.

L'esemplare descritto è conservato nel Museo di Scienze Naturali di Bergamo che ringrazio per il lungo prestito. Ringrazio il Wildlife Service, Department of Internal Affairs, Wellington, Nuova Zelanda, per avermi inviato prezioso materiale osteologico di *Sphenodon* per confronto.

Ringrazio inoltre Massimo Demma, autore di tutti i disegni, e Luciano Spezia, autore delle fotografie.

OSTEOLOGIA

Cranio

Il cranio di *Drepanosaurus unguicaudatus* non è conosciuto, esso non è infatti conservato né nell'esemplare adulto del quale viene qui data la descrizione osteologica, né in nessuno dei due esemplari giovanili.

Nell'esemplare adulto sono conservati alcuni frammenti, situati sulla lastra a lato delle estremità distali delle spine neurali delle due prime vertebre dorsali: si tratta di un elemento doppio, assai ampio, costituito in parte da materiale osseo ed in parte da tracce della pelle, di cui non sono in grado di fornire alcuna interpretazione coerente, e di alcune placche, situate poco più a destra, che potrebbero rappresentare frammenti di un mascellare.

Colonna vertebrale

Se si fa eccezione per la regione cervicale, la colonna vertebrale è nel complesso ben conservata.

La regione cervicale, traumatizzata dal distacco della testa, è difficile da decifrare: i diversi elementi vertebrali hanno perso durante la fossilizzazione la loro individualità e formano un ammasso osseo da cui emergono solo alcuni particolari, peraltro di non facile interpretazione. In particolare sono osservabili alcuni corpi vertebrali assai distorti, una delle cervicali piuttosto incompleta e un arco neurale attribuibile ad una cervicale posteriore, complessivamente 6 elementi.

Questi sembrano essere caratterizzati da centra allungati in direzione antero-posteriore, da arco neurale sviluppato (almeno le cervicali posteriori), ampio canale neurale, spina neurale larga e alta (mm 10 e 13,4 in due differenti vertebre), pre e postzigapofisi allungate e proiettate in direzione cranio-caudale, con piani di contatto assai inclinati, diapofisi strette e relativamente allungate, proiettate all'esterno.

Contrariamente a quanto affermai nella descrizione preliminare dell'animale (Pinna 1980) è molto difficile comprendere la natura dei centra di queste vertebre. In particolare, non solo non è possibile asserire che tali centra siano proceli, ma è anzi più probabile che siano di tipo anficelo.

come le vertebre delle altre regioni della colonna. Un solo elemento della serie cervicale sembra possedere una ipapofisi discretamente sviluppata.

Le condizioni di fossilizzazione tutt'altro che favorevoli di questa porzione dello scheletro non permettono di definire con esattezza l'estensione della serie cervicale. Anteriormente infatti non sono conservati l'atlante e l'axis e posteriormente non è possibile stabilire con sicurezza quale vertebra sia da considerare come prima dorsale.

La serie dorsale dovrebbe iniziare con tutta probabilità in corrispondenza delle larghe e lunghe spine neurali situate all'inizio della porzione non traumatizzata della colonna vertebrale (vertebre n. 9 e n. 10). Tuttavia gli archi neurali, ed i centra corrispondenti a tali spine neurali, non sono conservati e sono per buona parte nascosti dalle ossa del cinto scapolare. Se tali spine neurali appartengono alle prime vertebre dorsali, la serie dorsale viene ad essere composta da 25 vertebre (vertebre n. 9-33), cui fanno seguito due vertebre sacrali (vertebre n. 34 e 35) e 37 vertebre caudali (vertebre n. 36-72). Stimando ad 8 il numero delle cervicali (6 cervicali più l'atlante e l'axis) complessivamente la colonna vertebrale di *Drepanosaurus* doveva essere composta da 72 vertebre, di cui 33 presacrali.

Il numero delle presacrali in *Drepanosaurus* è molto elevato, se paragonato al numero medio delle presacrali dei *Lacertilia* primitivi, degli sfenodontidi e degli eosuchi che oscilla attorno a 24-26. Un aumento delle presacrali si ha nelle forme adattate all'ambiente acquatico, quali *Askeptosaurus* e *Clarazia,* ma è difficile pensare per il *Drepanosaurus* un adattamento di questo tipo poiché esso contrasta con molti aspetti della struttura scheletrica.

Assai meglio conservata della cervicale è la serie dorsale. I primi 7 elementi (vertebre n. 9-15) sono in connessione anatomica e di essi è ben visibile la spina neurale molto sviluppata. Tre elementi successivi a questi non sono visibili perché nascosti sotto il coracoide, seguono 4 elementi mal conservati (vertebre n. 19-22), cui fanno seguito 11 vertebre alcune delle quali in connessione anatomica, che chiudono la serie dorsale (vertebre n. 23-33). Queste ultime 11 dorsali sono ben conservate, alcune in norma laterale, altre in norma posteriore. Le dorsali, come le vertebre cervicali, mancano di intercentri.

Le vertebre dorsali di *Drepanosaurus* hanno struttura piuttosto semplice e primitiva: hanno centrum di sezione subcircolare, depresso, decisamente anficelo, probabilmente non notocordale, a giudicare almeno dalla 21ª vertebra dorsale conservata in norma posteriore. Il centrum ha superficie inferiore debolmente concava e superfici laterali più decisamente concave. L'arco neurale è molto sviluppato, con ampio canale neurale. Esso porta una lunga spina neurale perpendicolare al piano delle zigapofisi. Queste sono poco sviluppate in lunghezza e portano faccette articolari pressocché orizzontali. Le postzigapofisi sono situate verso la linea mediana dell'arco neurale.

La 21ª dorsale (vertebra n. 29) presenta le seguenti dimensioni:

altezza totale della vertebra mm 14,4
altezza del centrum mm 3,40
larghezza del centrum mm 5
altezza della spina neurale mm 8.

Lateralmente l'arco neurale si proietta debolmente all'esterno in una corta sinapofisi che passa inferiormente sul centrum. L'arco neurale assume così in sezione trasversale forma subrettangolare.

La caratteristica principale delle vertebre dorsali è data dall'allungamento delle spine neurali nella porzione anteriore della regione. Le spine neurali delle prime 5 vertebre dorsali sono estremamente allungate. Nella 3ª dorsale (vertebra n. 11) la spina neurale raggiunge la massima altezza (mm 25) e porta un'ampia espansione terminale. Tale espansione è presente, seppure in misura minore, al termine della spina neurale della vertebra successiva, assai meno lunga della pre-

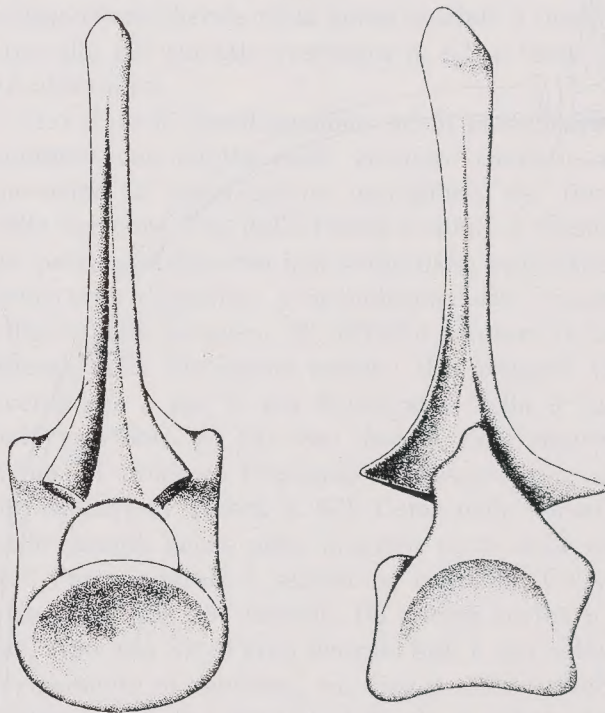



Fig. 2. — Ventunesima vertebra dorsale in norma caudale e laterale.

cedente (mm 18). La 5ª dorsale (vertebra n. 13) possiede una spina neurale piuttosto tozza, terminante anch'essa in una espansione di forma particolare, più corta della spina neurale della vertebra successiva. Dalla 6ª dorsale (vertebra n. 14) la lunghezza delle spine neurali sembra regolarizzarsi. Nelle dorsali successive (vertebre n. 23-29) le spine neurali sono sottili, allungate, solo debolmente espanse all'estremità distale, ed hanno una lunghezza decrescente da 13 a 8 mm.

Lo sviluppo e la conformazione delle neurapofisi delle prime vertebre dorsali e il probabile sviluppo degli archi neurali delle vertebre cervicali sono da mettere in relazione con l'esistenza di forti collegamenti fra il cinto scapolare e il tronco, realizzati soprattutto attraverso lo sviluppo del *latissimus dorsi* e del *trapezius*.

Sull'esemplare non vi è traccia delle costole cervicali. Le costole dorsali sono complessivamente ben conservate, anche se non tutte si presentano in connessione con le rispettive vertebre. Le costole dorsali sono sostanzialmente olocefale, dotate, come in *Sphenodon*, di una estremità articolare prossimale ben sviluppata che mostra un accenno di biforcazione, non tale tuttavia da giustificare la doppia inserzione tubercolare e capitolare sulla vertebra, ed un'asta regolarmente ricurva, sottile e allungata.

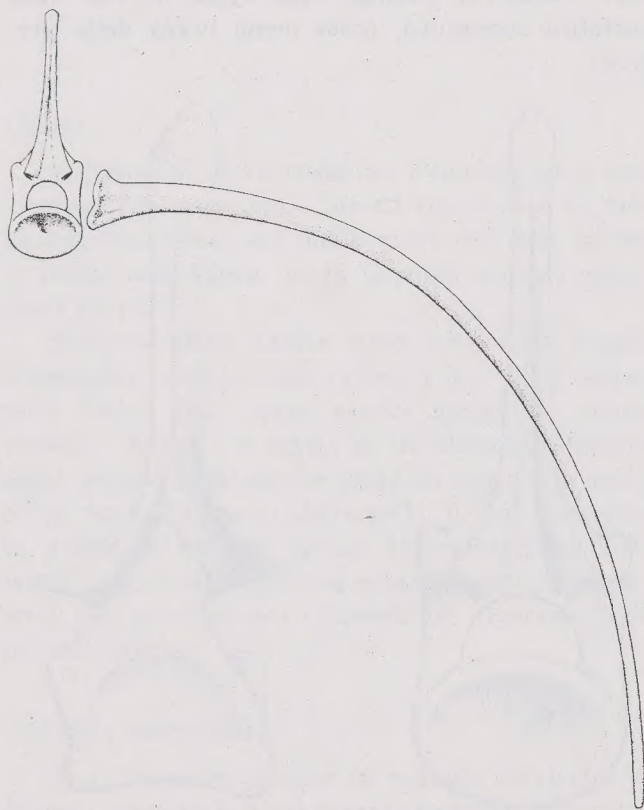



Fig. 3. — Ventunesima vertebra dorsale e relativa costola in norma caudale.

Sul fianco destro dell'esemplare si contano complessivamente 23 costole dorsali, corrispondenti alle vertebre n. 11-33, le prime costole dorsali non sono visibili. La lunghezza delle costole cresce in direzione caudale fino alla vertebra n. 29 per poi decrescere rapidamente (tabella 1).

TABELLA 1.

n° vertebra	Lunghezza costole in mm
23	56
25	57
26	62
29	67
30	46
31	40
33	20

La quart'ultima costola dorsale (corrispondente alla vertebra n. 30) porta un processo uncinato, analogamente a quanto avviene nelle costole di *Sphenodon*. L'ultima costola dorsale, corrispondente alla vertebra n. 33, più corta delle precedenti, sembra espandersi ed appiattirsi distalmente.

Nessuna costola dorsale sembra essere collegata ad un apparato sternale.

Dallo sviluppo e dalla curvatura delle costole dorsali si deduce che il *Drepanosaurus unguicaudatus* aveva un tronco di notevole spessore, non depresso dorso-ventralmente, e non compresso lateralmente.

Le due vertebre sacrali (vertebre n. 34 e 35) sono in pessimo stato di conservazione. Esse hanno centrum anficelo non notocordale, arco neurale meno sviluppato che nelle vertebre dorsali con spina neurale relativamente bassa ed espansa in senso antero-posteriore all'estremità distale. La conservazione di questa porzione dello scheletro è tale da non permettere una ricostruzione dei corpi vertebrali. In particolare non è stato possibile definire lo sviluppo e la forma dei processi trasversi delle vertebre sacrali, né in modo completo la forma e lo sviluppo delle costole sacrali. A quanto ci è dato di vedere sembrerebbe possibile la presenza di processi trasversi ridotti o del tutto assenti, collegati a costole sacrali ben formate, sviluppate cioè come vere e proprie costole, i cui collegamenti iliaci appaiono tuttavia poco chiari.

Le due costole sacrali sembrano poco differenziate rispetto alle dorsali posteriori. Esse sono decisamente allungate, ma non uniformemente e regolarmente ricurve e sono solo leggermente più larghe delle ultime dorsali (2 mm). Dopo un breve

tratto dall'estremità prossimale l'asta delle costole piega debolmente verso il basso, per proseguire poi per un lungo tratto rettilineo.

Le due costole sacrali hanno una lunghezza di circa 15 mm, il che si accorda con la distanza fra i due ilei che doveva essere dell'ordine di 36 mm, a giudicare dallo sviluppo e dalla presunta posizione della placca pubo-ischiatica.

Perfettamente conservate in connessione anatomica sono le 37 vertebre caudali, che presentano una struttura decisamente insolita. I centra sono poco allungati in senso antero-posteriore. Si ritiene, in analogia con quanto osservato nelle vertebre delle altre regioni della colonna, che tali centra siano anficeli, sebbene sia impossibile una osservazione diretta delle loro superfici anteriori e posteriori. L'arco neurale delle caudali pare molto sviluppato in altezza e dotato, in generale, di pre e postzigapofisi allungate e fornite di faccette articolari inclinate.

Nella prima vertebra caudale la spina neurale è bassa, inclinata all'indietro fino a sfiorare la prezigapofisi della vertebra successiva, espansa in senso antero-posteriore all'estremità distale, esattamente come avviene nelle due vertebre sacrali.

Nella seconda e nella terza caudale l'espansione distale della spina neurale è nettamente bilobata,

Fig. 4. — Vertebra caudale prossimale in norma laterale.

il lobo inferiore di tale espansione sembra corrispondere alla postzigapofisi. Nella quarta caudale sono presenti una spina neurale stretta, allungata e poco inclinata all'indietro, e una espansione posteriore corrispondente alla postzigapofisi che si appoggia lateralmente alla prezigapofisi della vertebra successiva. Dalla quinta caudale questa struttura dell'arco neurale si stabilizza, permanendo fino alla penultima vertebra della coda. L'arco neurale in queste vertebre porta quindi una spina neurale assai lunga, quasi diritta o appena debolmente ricurva, disposta perpendicolarmente rispetto al piano delle zigapofisi, leggermente espansa all'estremità distale. Posteriormente alla spina neurale, alla sua base, è presente l'espansione posteriore corrispondente alla postzigapofisi. Anteriormente, dalla base della spina neurale si proietta in avanti una prezigapofisi ben sviluppata, il cui fianco laterale appare più o meno rigonfio. Tale rigonfiamento tende ad aumentare con il procedere verso le caudali più estreme, fino a costituire un processo laterale parallelo e separato dal processo laterale del centrum.

L'articolazione delle vertebre caudali è di tipo assai semplice, si attua tramite le pre e postzigapofisi senza articolazioni accessorie.

La lunghezza della spina neurale decresce con il procedere verso l'estremità della coda (tabella 2), contemporaneamente la spina diviene più lunga in senso antero posteriore e più espansa all'estremità. L'espansione distale della spina neurale è marcata fino alla 27ª caudale (vertebra n. 62) e tende poi ad attenuarsi.

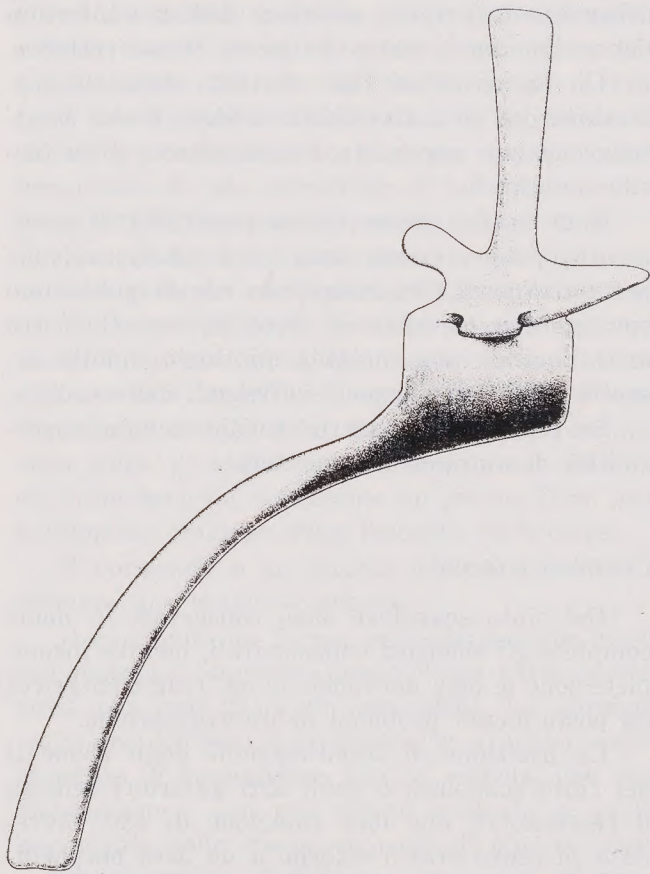
Lo stato di fossilizzazione, ed in particolare la compressione subita dalle vertebre caudali, non permette la ricostruzione dettagliata del fianco delle vertebre. Fin dalla prima caudale è presente un processo trasverso ben sviluppato, appiattito e proiettato all'esterno perpendicolarmente rispetto all'asse della vertebra. E' difficile valutare la lunghezza della proiezione esterna del processo trasverso che è per lo più fratturato. Nella 9ª caudale (vertebra n. 44) esso doveva raggiungere i 6 mm. Il processo trasverso è presente fino alla 32ª caudale (vertebra n. 67). Come nelle dorsali e nelle sacrali, anche nella maggior parte delle caudali l'arco neurale è saldato al centrum. Ciò avviene fino alla 25ª caudale. Da questa vertebra in poi, fino alla 32ª, l'arco neurale non è più saldato fermamente al centrum, sul fianco della vertebra esistono così due processi laterali separati, l'uno legato al centrum, l'altro derivante dall'espansione laterale della prezigapofisi dell'arco neurale.

Nell'esemplare non vi è traccia di costole caudali.

TABELLA 2.

n° vertebra	Altezza spina neurale in mm
41	8
42-46	11
47	10
48	9,5
49	9
50-51	8
52-57	7
58-59	6
60	5,5
61-64	5
65-67	4
68	3,5
69-71	3

Al di sotto della prima vertebra caudale è situato un elemento osseo di difficile interpretazione. Si tratta di un osso allungato che pare conservare la connessione originaria con il corpo vertebrale. Esso potrebbe essere forse interpretato come emapofisi, ma tale interpretazione ci pare poco probabile in ragione del fatto che le emapofisi mancano di solito nelle caudali prossimali.

Tutte le altre vertebre caudali portano emapofisi. Queste sono visibili solo in norma laterale, sono tutte molto sviluppate. Le emapofisi corrispondenti alla 2ª e alla 3ª vertebra caudale hanno forma del tutto inusuale: la loro porzione inferiore è divisa in un ramo anteriore e in un ramo posteriore.

Fino alla 25ª caudale le emapofisi sono saldate alla porzione posteriore del centrum della vertebra anteriore alla normale posizione intercentrale. Esse sono proiettate all'indietro e presentano la proiezione inferiore nettamente arcuata con concavità rivolta cranialmente.

Dopo la 25ª caudale sono presenti due emapofisi in posizione intercentrale (fra le vertebre n. 60-61 e 61-62). Dalla 28ª caudale le emapofisi sono nuovamente fuse con il centrum, ma questa volta, contrariamente a quanto avviene nelle caudali anteriori, esse si saldano alla porzione anteriore del centrum della vertebra successiva rispetto alla normale posizione intercentrale. Queste ultime emapofisi, pur proiettate all'indietro, presentano la proiezione inferiore ricurva in direzione opposta, con concavità rivolta caudalmente.

Le due ultime emapofisi non sono saldate ai centra delle vertebre e occupano una posizione intercentrale.

A giudicare dallo sviluppo delle emapofisi, delle spine neurali e dei processi trasversi delle vertebre, la coda di *Drepanosaurus,* sebbene assai alta, non era tuttavia particolarmente appiattita lateralmente. Se si considera che all'altezza della 9ª vertebra caudale è stato misurato uno spessore di 20 mm per un'altezza di 34 mm, si deve dedurre che la coda doveva avere sezione ovale, analoga a quella di numerosi lepidosauri terrestri attuali.

L'ultima vertebra caudale (vertebra n. 72) è modificata in un rostro assai ben sviluppato, alto complessivamente 22 mm e lungo 6,5 mm nel punto di maggiore estensione. Tale rostro caudale presenta un margine posteriore regolarmente arcuato e continuo, una espansione superiore elevata molto al di sopra della zona di articolazione con la penultima vertebra caudale non modificata, ed un'area inferiore massiccia a margine anteriore rigonfio. Da questa si diparte posteriormente il rostro vero e proprio, in forma di punta aguzza e debolmente ricurva.

L'area superiore del rostro e il margine anteriore della massiccia area inferiore erano certamente zone di inserzione per i muscoli e i tendini destinati al movimento del rostro stesso. Si ritiene che fossero presenti due collegamenti distinti: il superiore collegante l'area superiore del rostro con l'arco neurale delle ultime caudali; l'inferiore collegante il margine anteriore dell'area inferiore del rostro con i centra di queste stesse vertebre.

Un rostro di tal tipo, derivato dalla trasformazione dell'ultima vertebra caudale, è una struttura che non appare in nessun altro rettile fossile o vivente.

Tale rostro, aveva piccola possibilità di movimento; poteva essere mosso sul piano sagittale per un arco di 62°, compiendo con la punta uno spostamento massimo di circa 20 mm. Il rostro aveva quindi una mobilità piuttosto ridotta rispetto agli altri elementi vertebrali della coda.

La presenza del rostro caudale esclude la possibilità di autotomia della coda.

CINTO SCAPOLARE

Del cinto scapolare sono conservati in modo completo gli elementi endocondrali, mentre incomplete sono le ossa dermiche, la cui frammentarietà ha posto alcuni problemi di interpretazione.

La posizione di fossilizzazione degli elementi del cinto scapolare e degli arti anteriori sembra il risultato di una loro rotazione di 180°, avvenuta in senso orario attorno a un asse perpendicolare al piano della lastra su cui giace l'esem-

plare. Tale rotazione avvenne con tutta probabilità a seguito dell'attacco di un predatore che deve aver afferrato l'esemplare all'altezza del collo, imponendo movimenti rotatori che portarono al distacco della testa, alla suddetta rotazione del cinto scapolare e del collo, e alla frattura della spina dorsale a metà della serie dorsale.

Le ossa endocondrali del cinto scapolare sono conservate da ambo i lati in connessione anatomica fra loro e con l'omero; le ossa dermiche, ed in particolare l'unica clavicola visibile, non conservano le connessioni originali con gli elementi endocondrali.

Tutte le ossa del cinto scapolare hanno subito un notevole schiacciamento sulla lastra: i coracoidi sono visibili in norma ventrale, le scapole in norma laterale esterna, l'interclavicola in norma interna.

L'interclavicola è conservata solo parzialmente. E' un osso robusto, a forma di T, lungo 36,5 mm, costituito da una apofisi interclavicolare diritta di larghezza variabile da 3,5 e 5,5 mm, espansa all'estremità prossimale a formare due processi laterali di grande estensione.

Delle due clavicole è conservata solo la destra, la cui forma è parzialmente oscurata dalla sovrapposizione di altri elementi dello scheletro, e quindi non facilmente definibile. Si tratta di una placca ossea assai espansa, la cui forma generale ricorda una V, la cui estremità prossimale, larga, è saldata per tutta la sua lunghezza con il processo laterale dell'interclavicola e la cui estremità distale si assottiglia a formare un uncino ricurvo terminante in una superficie di articolazione che doveva collegarsi con l'acromion della scapola.

A circa metà del margine anteriore della clavicola è presente una proiezione triangolare esterna dell'osso, questa è limitata su uno dei suoi margini da una cresta che forma verso l'interno dell'osso una superficie concava rilevata. Presso l'estremità distale della clavicola, in prossimità della linea di saldatura con il processo laterale dell'interclavicola, è presente un piccolo foro, probabilmente omologo della finestra clavicolare.

Il coracoide e la scapola non sono saldati a formare uno scapulo-coracoide.

Il coracoide ha forma grossolanamente ovale, con massima lunghezza lungo l'asse antero-posteriore (dx mm 25,5; sin mm 22,6). La porzione maggiore dell'osso è proiettata in avanti rispetto al punto di connessione con la scapola, con una disposizione e con una forma analoghe a quelle riscontrate nello stesso elemento di *Macrocnemus* e *Tanystropheus*. Il margine anteriore del coracoide presenta una debole proiezione esterna, interpretabile come un accenno alla formazione di due finestre coracoidee. I margini dell'osso sono ben netti e non inducono a ritenere possibile la presenza di un epicoracoide cartilagineo. E' presente il forame sopracoracoideo. La regione glenoidea è ridotta.

La scapola è un osso corto (la sinistra ha una altezza di 13 mm), tozzo, diritto, di forma rettangolare in norma laterale, espanso alle due estremità, soprattutto a quella prossimale. La porzione anteriore del margine inferiore forma con la porzione glenoidea del coracoide una cavità glenoidea profonda ma non particolarmente ampia. Sulla scapola non vi è traccia del forame sopraglenoideo. La regione acromiale è segnata da una debole depressione lungo il margine anteriore della scapola, in prossimità dell'estremità prossimale.

La struttura del margine superiore della scapola e la ridotta altezza dell'osso in rapporto al tronco induce a ritenere possibile la presenza nell'animale in vita di una soprascapola non ossificata.

La posizione dell'unica clavicola visibile, che si presenta strettamente collegata all'interclavicola con una connessione inversa in rapporto alla sua forma generale a V, rende la ricostruzione del cinto scapolare quanto mai complessa, e porta ad una anatomia del cinto stesso del tutto inusuale. La ricostruzione che viene qui presentata (figg. 5 e 6) deve essere considerata in parte ipotetica.

Nel cinto scapolare di *Drepanosaurus* le due clavicole, assai espanse e proiettate con la loro porzione mediana verso l'alto, costituivano un'ampia

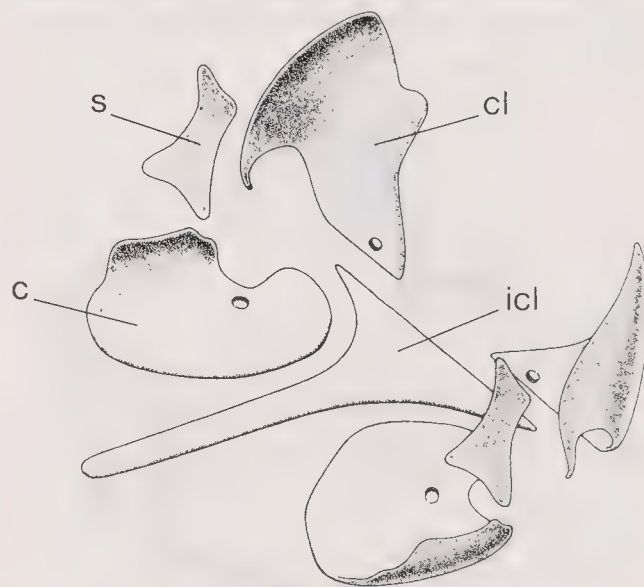



Fig. 5. — Cinto scapolare di *Drepanosaurus unguicaudatus* con i diversi elementi saparati. c - coracoide; cl - clavicola; icl - interclavicola; s - scapola.

superficie antero-ventrale. Esse erano da un lato fuse con i processi laterali dell'interclavicola, dall'altro si collegavano alla regione acromiale della scapola tramite la porzione distale uncinata. Tale collegamento avveniva sul margine anteriore della scapola, in prossimità della connessione fra questa e il coracoide. Le clavicole seguivano quindi il margine anteriore della scapola con buona parte della porzione distale del loro margine esterno, superando in altezza per buon tratto la scapola stessa (ma non l'eventuale soprascapola). Il margine anteriore-mediale delle due clavicole portava a circa metà del suo decorso due proiezioni concave la cui funzione non è chiara, ma che possono forse essere messe in relazione con la posizione di alcuni elementi della colonna vertebrale.

La scapola era con tutta probabilità leggermente inclinata in avanti. I due coracoidi si avvicinavano l'un l'altro lungo la linea mediana, sovrapponendosi all'asta interclavicolare in prossimità delle suture fra le clavicole e l'interclavicola. La cavità glenoidea era rivolta all'indietro.

Il cinto scapolare di *Drepanosaurus* era dunque molto robusto; ciò concorda con la struttura degli arti anteriori. La robustezza dell'asta dell'interclavicola è infatti da collegarsi con lo sviluppo di forti muscoli pettorali, mentre l'espansione accentuata delle clavicole è indizio dello sviluppo del muscolo deltoide.

Il cinto scapolare aveva una larghezza interscapolare di 36 mm, corrispondente esattamente alla larghezza interiliaca del cinto pelvico.

Nel cinto scapolare esistono indubbi elementi di primitività, quali la forma a T dell'interclavicola, la grande espansione e robustezza della clavicola, la separazione netta fra scapola e coracoide e l'assenza in quest'ultimo di vere e proprie finestre coracoidee.

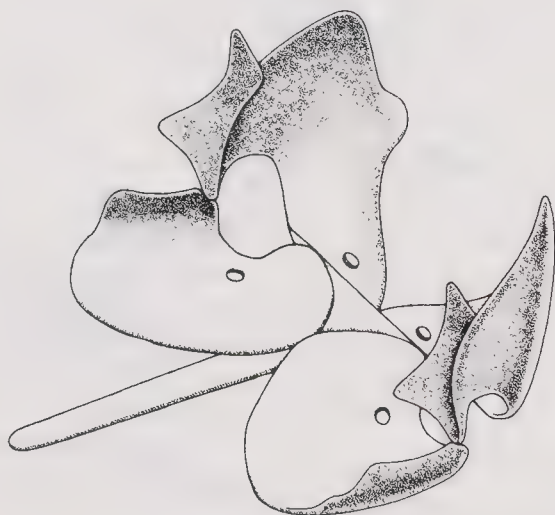
Fig. 6. — Ricostruzione del cinto scapolare di *Drepanosaurus unguicaudatus*. La forma della clavicola è ipotetica.

Analizzando i diversi elementi del cinto scapolare ci si rende conto che, seppure questo non sia direttamente confrontabile con il cinto di altri lepidosauri conosciuti e mostri un certo miscuglio di caratteri, esso si colloca tuttavia sulla linea di sviluppo dei *Lacertilia*.

L'interclavicola, più robusta che in qualsiasi altro lepidosauro conosciuto, è paragonabile per la sua forma con l'interclavicola degli sfenodonti (molto meno robusta) e con quella degli iguanidi. La clavicola ricorda per la sua forma generale a V e per la presenza di una finestra clavicolare ridotta la clavicola degli scincidi e dei gerrosauri. Essa è collegata però all'interclavicola in modo tale che il vertice della V risulta proiettato cranialmente, mentre l'estremità distale uncinata è volta all'indietro, con una disposizione assolutamente contraria a quella che si riscontra in questi *Lacertilia*. Le due clavicole inoltre, saldate ai due processi laterali dell'interclavicola non sembrano toccarsi medialmente.

La scapola, di forma rettangolare molto semplice e di dimensioni ridotte rispetto agli altri elementi del cinto, ricorda la scapola degli sfenodonti (in particolare quella di *Sphenodon* e *Kallimodon*), dei pleurosauri e soprattutto quella del sauro del Giurassico superiore di Solnhofen *Palaeolacerta bavarica*, nel quale tuttavia la regione acromiale occupa una posizione più elevata sul margine della scapola stessa.

Il coracoide, proiettato cranialmente rispetto alla cavità glenoidea, come avviene in *Palaeolacerta*, ricorda per questo carattere il coracoide di *Macrocnemus* e *Tanystropheus*, i cui cinti scapolari differiscono tuttavia da quello di *Drepanosaurus* sia per l'interclavicola provvista di una espansione prossimale a forma di ampia losanga, sia per la scapola di forma nettamente arrotondata. Il coracoide di *Drepanosaurus* differisce infine da quello dei rincocefali (*Clarazia* e *Hescheleria*), da quello degli sfenodonti (*Kallimodon, Sapheosaurus, Sphenodon*) e da quello dei pleurosauri per la proiezione in direzione craniale invece che in direzione caudale.

Esistono dunque nel cinto scapolare alcuni caratteri che indicano la posizione di *Drepanosaurus* sulla linea diretta verso i *Lacertilia*. Tali caratteri sono soprattutto la forma espansa della clavicola e la presenza di una finestra clavicolare, seppure molto ridotta, la forma arrotondata e la proiezione in direzione craniale del coracoide, caratteristica

di tutti i *Lacertilia*, il debole accenno alla formazione di finestre coracoidee e la posizione arretrata della cavità glenoidea, che si apre in direzione caudale.

Arti anteriori

Ad eccezione delle ossa del carpo, non identificabili, tutti gli elementi dei due arti anteriori sono conservati. La loro conservazione non è tuttavia tale da permettere la ricostruzione esatta delle singole ossa. Ambedue gli arti anteriori sono dissociati: i due omeri sono fossilizzati in connessione anatomica con il cinto scapolare, con la testa omerale ancora inserita nella cavità glenoidea, mentre l'avambraccio e la mano, in connessione fra loro, hanno perduto i contatti originali con l'omero.

L'omero destro è fossilizzato in norma preassiale, il sinistro è ruotato in norma preassiale-ventrale. Dei due, il destro è quello che presenta la migliore conservazione, sebbene sia in parte coperto dalla falange unguale del II dito e presenti l'estremità distale schiacciata. L'omero sinistro conserva in modo chiaro i condili radiale e ulnare, fossilizzati in norma ventrale.

L'omero sembra essere un osso allungato, dotato di epifisi prossimale e distale moderatamente espanse, quasi diritto, solo debolmente ricurvo in direzione dorsale a livello dell'epifisi prossimale. Questa è costituita da una testa omerale debolmente proiettata in direzione dorsale rispetto all'asse diafisario, regolarmente arrotondata se vista in norma laterale, e probabilmente espansa in direzione pre-postassiale. Da tale espansione si diparte sul lato ventrale, presso il margine preassiale, una netta cresta delto-pettorale che si continua verso il basso fino a circa la metà della lunghezza dell'asse diafisiario, con un profilo regolarmente ricurvo.

La struttura dell'epifisi distale dell'omero non è facilmente valutabile. Tale epifisi pare assai poco espansa. L'espansione sembra inoltre essere sviluppata soprattutto in direzione pre-postassiale: ne risulta quindi che le due espansioni epifisiarie prossimale e distale vengono a trovarsi quasi sul medesimo piano e l'omero manca quindi della marcata torsione che caratterizza questo elemento in molti lepidosauri primitivi (sfenodonti, rincosauri, campsosauri).

Sull'epifisi distale sono presenti, sul lato preassiale, un ectepicondilo poco svilupato, sopra il quale si apre il forame ectepicondilare, e, sul margine inferiore, i condili ulnare e radiale regolarmente arrotondati, il secondo dei quali sembra avere, come di norma, uno sviluppo maggiore.

Tabella 3.

Dimensioni dell'omero		
Omero dx,	altezza dalla sommità della testa omerale all'estremità inferiore del condilo radiale	mm 36,5
Omero dx,	larghezza nel punto di max espansione della cresta delto-pettorale (norma preassiale)	mm 9,5
Omero dx,	larghezza nel punto di minimo spessore della diafisi (norma preassiale)	mm 4,5
Omero sin,	ampiezza dell'area articolare radiale e ulnare (norma ventrale) . . .	mm 8

L'omero di *Drepanosaurus* sembra dunque possedere alcune caratteristiche del tutto particolari nell'ambito dei lepidosauri. Queste sono: la sua lunghezza e la sua relativa snellezza, la presenza di deboli espansioni epifisiali (soprattutto quella distale), la mancanza di torsione e il grande sviluppo dei condili ulnare e radiale in rapporto alla riduzione dell'ectepicondilo e dell'entepicondilo.

Le ossa epipodiali dell'arto anteriore sono fossilizzate sia nel destro, sia nel sinistro, in norma laterale esterna. In ambedue gli arti l'ulna ricopre quasi completamente il radio di cui è visibile perciò solo parte dell'estremità prossimale. La ca-

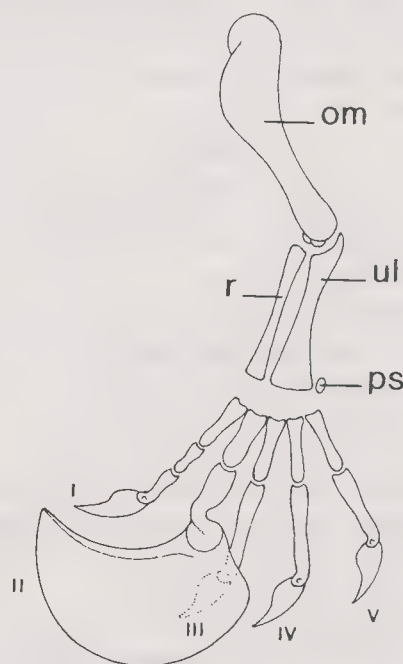



Fig. 7. — Ricostruzione dell'arto anteriore sinistro in norma anteriore. om - omero; ps - pisiforme; r - radio; ul - ulna.

ratteristica principale delle due ossa è data dalla loro esigua lunghezza: ulna e radio sono infatti assai più corte dell'omero; questo è il 190% degli elementi epipodiali.

L'ulna osservata in norma laterale esterna ha una notevole curvatura. All'estremità prossimale è presente un processo olecranico molto sviluppato in altezza, in rapporto soprattutto alla lunghezza complessiva dell'osso. Tale processo sembra formare una cavità sigmoide più sviluppata sul piano verticale che sul piano orizzontale, una cavità che doveva connettersi senza soluzione di continuità con la superficie articolare prossimale del radio, piuttosto espansa. Verso la regione distale l'ulna si allarga progressivamente, formando infine una superficie di articolazione con gli elementi del carpo ampia e convessa. Inferiormente, sul margine postassiale dell'ulna, in prossimità della superficie di articolazione con il carpo, si inserisce la porzione superiore del pisiforme.

Poiché del radio è visibile solo la porzione prossimale e poiché non sono identificabili le ossa del carpo, è impossibile giudicare sia la posizione reciproca fra ulna e radio nella regione distale, sia i rapporti esistenti fra gli elementi epipodiali e gli elementi mesopodiali dell'arto anteriore.

Il carpo, come si è detto, non è osservabile in nessuna delle due mani. Nella mano sinistra, quella conservata nelle migliori condizioni, è visibile un solo piccolo elemento, forse l'intermedio. Nelle due mani è conservato invece il pisiforme, unico elemento del carpo identificabile con sicurezza. Esso è molto sviluppato, ha forma regolarmente circolare, si articola per buona parte con l'ulna e per una piccola parte con l'ulnare, non visibile nell'esemplare.

TABELLA 4.

Dimensioni dell'ulna e del radio	
Lunghezza totale dell'ulna (sin)	mm 22
Sviluppo del processo olecranico (sin)	mm 5
Larghezza dell'estremità distale dell'ulna	mm 7,4
Lunghezza stimata del radio (sin)	mm 19

In ambedue gli arti le mani sono parzialmente ruotate rispetto all'avambraccio e gli elementi metapodiali e acropodiali sono quindi in parte accavallati.

Degli elementi metapodiali sono visibili i metacarpi 5°, 4° e 3°, che ricoprono i metacarpi 2° e 1°. I metacarpi sono elementi robusti, relativamente allungati, espansi all'estremità prossimale. La loro superficie di articolazione con gli elementi del carpo è debolmente convessa. All'estremità distale essi si articolano con le falangi attraverso una superficie articolare convessa. Il metacarpo 5° è debolmente ricurvo.

Le falangi sono ridotte di numero, la loro formula è 3 2 2 2 2. La superficie di articolazione prossimale delle falangi è concava, di forma approssimativamente ovale. L'articolazione distale è costituita da una superficie regolarmente convessa. L'articolazione distale nelle prime falangi del 5°, 4° e 3° dito e nella seconda falange del 1° dito (articolazione che permette il movimento della falange unguale) è espansa ventralmente, il che indica una normale possibilità di flessione verso il basso. Tale espansione ventrale della superficie articolare distale manca invece nella prima falange del 2° dito, molto più robusta di tutte le altre, su cui si articola una falange unguale enormemente sviluppata. Tale superficie articolare è regolarmente convessa, sia ventralmente sia dorsalmente, il che permette di ritenere che tale enorme artiglio avesse la capacità di venir sollevato in direzione dorsale ed avesse quindi una notevole capacità di movimento sul piano verticale. Ciò si accorda con lo sviluppo dorsale che tale artiglio presenta.

Tutte le dita sono dunque fornite di un artiglio robusto, composto da un corpo alto e appiattito lateralmente che, dorsalmente, si proietta in avanti in un rostro ricurvo e appuntito. Caratteristico e del tutto insolito è lo sviluppo del 2° dito, che porta una falange unguale estremamente sviluppata ed una falange prossimale molto robusta. L'articolazione fra questi due elementi è spostata verso il margine infero-posteriore della falange unguale: tale falange è perciò sviluppata soprattutto dorsalmente rispetto all'asse del dito, il che lascia un'ampia zona per l'inserzione dei muscoli estensori dorsali e dei tendini. Lo sviluppo dorsale della falange unguale del 2° dito e la struttura della sua articolazione, assai aperta, con la falange prossimale, indicano, come si è detto, possibilità di movimenti sia in direzione ventrale, sia in direzione dorsale.

TABELLA 5.

mano sinistra: elementi metapodiali e acropodiali, lunghezze in mm

	Metacarpo	1ª falange	2ª falange	3ª falange
5° dito	10,2	14,1	10,2	
4° dito	12,7	15,3	—	
3° dito	12,1	16,6	—	
2° dito	—	18,3	31,3	
1° dito	—	6,9	8,1	—

Cinto pelvico

Tutte le ossa del cinto pelvico sono conservate. Sebbene le due metà del bacino siano separate per la parziale perdita delle connessioni fra i due ilei e le costole sacrali e per l'apertura della sinfisi pelvica, ciascuna di esse presenta le ossa in connessione anatomica. Gli elementi del lato destro, fortemente dislocati rispetto alla posizione naturale, sono visibili in modo completo in norma esterna; l'ileo, l'ischio e il pube sono in connessione fra loro e con il femore. Gli elementi del lato sinistro, visibili in norma interna, non sembrano essere stati dislocati rispetto alle vertebre sacrali; essi sono parzialmente coperti, come il femore sinistro, da alcuni elementi della colonna vertebrale.

Nel complesso il bacino è facilmente ricostruibile. Esso è costituito nelle linee generali da un ileo assai sviluppato e da una altrettanto sviluppata placca pubo-ischiatica di forma subrettangolare, parzialmente interrotta da una finestra tiroidea di dimensioni ridotte che non giunge alla sinfisi pelvica. L'acetabolo è chiuso, relativamente ampio, limitato da creste rilevate.

L'ileo è probabilmente, per la sua forma e la sua estensione, l'elemento più insolito di tutto il bacino; si compone di un'alta lama iliaca dorsale e di una regione acetabolare ventrale. La lama iliaca dorsale è particolarmente sviluppata in altezza e solo debolmente proiettata all'indietro (27° rispetto alla verticale alla sinfisi pelvica). Essa è piuttosto corta nella regione direttamente sovrastante la cresta acetabolare; procedendo in direzione dorsale si espande progressivamente in direzione caudale, formando un'ala in corrispondenza della quale l'ileo raggiunge la massima lunghezza. Procedendo ancora dorsalmente tale lama dorsale si restringe, terminando infine in un margine superiore regolarmente curvo.

Sul lato interno della lama dorsale, parzialmente visibile nell'ileo sinistro, si nota la presenza di una netta e sottile cresta che, partendo dall'estremità posteriore del margine superiore ricurvo dell'ileo, si prolunga verticalmente per tutta la metà superiore della lama dorsale. Tale carena pare separare due distinte aree di inserzione per le costole sacrali. Queste non sono tuttavia così marcate da poter essere considerate come superfici articolari fra ileo e costole sacrali, ma la loro superficie granulare indicherebbe trattarsi piuttosto di superfici di inserzione muscolare.

Inferiormente la regione acetabolare dell'ileo porta le aree di inserzione per le proiezioni iliache dell'ischio e del pube. Il margine anteriore della regione acetabolare iliaca si proietta in avanti in un moderato processo pubico. Sulla superficie ventrolaterale si apre la porzione iliaca dell'acetabolo, limitata lungo tutto il suo margine da una robusta cresta sopracetabolare.

La placca pubo-ischiatica è piuttosto massiccia e proiettata caudalmente rispetto al centro dell'acetabolo, ed ha una notevole continuità. L'aspetto più interessante è costituito dalla presenza di una finestra tiroidea di forma ovale e di estensione piuttosto ridotta che interrompe nella parte mediana la sinfisi pubo-ischiatica, senza tuttavia giungere alla sinfisi pelvica. Questa è continua e formata dalla unione dei margini ventrali diritti dei due ischi e della porzione posteriore dei margini ventrali dei due pubi. Il margine ventrale del pube, assai ricurvo nella parte anteriore, rende infatti possibile solo una breve unione fra le due ossa.

Il pube ha la sua porzione maggiore diretta ventro-medialmente. Su di esso è presente, in prossimità della cresta acetabolare, un ampio forame otturatore. Per l'incompletezza del margine anteriore del pube non è possibile stabilire la presenza del processo pectineale.

La regione acetabolare della placca pubo-ischiatica contribuisce a formare la porzione inferiore dell'acetabolo; questa è limitata anteriormente, e in parte anche inferiormente, da una cresta che costituisce la continuazione diretta della cresta acetabolare iliaca.

L'ischio porta all'angolo posteriore dorsale un tubercolo prominente.

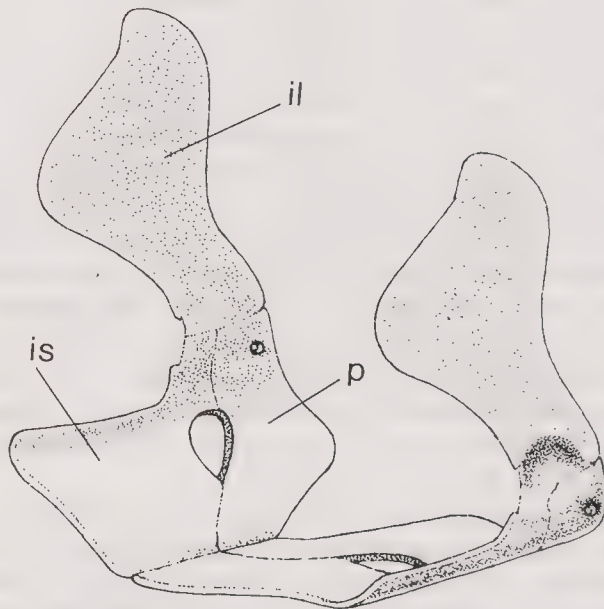



Fig. 8. — Ricostruzione del bacino di *Drepanosaurus unguicaudatus*. il - ileo; is - ischio; p - pube.

Sebbene sia decisamente modificato rispetto al bacino rettiliano di tipo primitivo, nel bacino di *Drepanosaurus* sono presenti alcuni indubbi caratteri primitivi che lo differenziano dalla corrispondente struttura dei lepidosauri moderni.

In particolare sono caratteri primitivi: la placca pubo-ischiatica ben sviluppata e massiccia; la posizione del pube la cui porzione mediale anteriore sembra diretta ventro-medialmente e non curvata lateralmente all'esterno come avviene nelle lucertole moderne; lo scarso sviluppo della finestra tiroidea che non giunge alla sinfisi pelvica e, di conseguenza, la continuità di tale sinfisi.

Per contro numerosi sono i caratteri che fanno del bacino di *Drepanosaurus* una struttura decisamente evoluta rispetto al bacino base rettiliano di tipo primitivo: in particolare la presenza di una netta finestra tiroidea, seppure non aperta ventralmente; lo sviluppo verticale dell'ileo e la posizione delle due placche pubo-ischiatiche che dovevano congiungersi lungo la sinfisi pelvica con un angolo, come avviene in numerose lucertole attuali e in *Sphenodon*.

Un interesse del tutto particolare assume lo sviluppo della finestra tiroidea. Questa, come si è detto, ha una estensione limitata e non giunge alla sinfisi pelvica. Fra tutti i lepidosauri fossili dotati di placca pubo-ischiatica perforata da una finestra tiroidea, solo il genere *Icarosaurus* mostra un simile sviluppo di tale finestra, con ischio e pube che si saldano sotto di lei, mentre in tutte le altre forme conosciute, fra cui *Tanystropheus*, *Askeptosaurus*, *Gephyrosaurus* (considerato un eosuco) e tutti gli sfenodontidi, la finestra tiroidea è aperta verso il basso, giunge cioè ad interrompere la sinfisi pelvica.

Ciò tuttavia non ha a mio parere alcun significto per quanto riguarda le affinità fra i due generi: il bacino di *Drepanosaurus* sembra infatti, a parte lo sviluppo della finestra tiroidea, più evoluto di quello di *Icarosaurus* verso il tipo strutturale degli sfenodonti e mostra infatti notevoli analogie con il bacino di *Sphenodon*, soprattutto per quanto riguarda lo sviluppo verticale dell'ileo, la sua debole inclinazione posteriore, la struttura massiccia della placca pubo-ischiatica, la forma generale subquadrata dell'ischio e per il tubercolo prominente che esso porta al suo angolo dorsale posteriore.

Un aspetto assai interessante nella costruzione del pelvi di *Drepanosaurus* è costituito dalla connessione fra le due costole sacrali e l'ileo. Le due sacrali sono infatti ben formate e non differiscono in modo sostanziale dalle costole dorsali posteriori. Si tratta di elementi allungati che non possiedono né il tipico accorciamento, né l'accentuata espansione distale delle classiche costole sacrali. Il corpo della costola ha una larghezza solo di poco maggiore di quella delle costole dorsali (2 mm). Le costole sono lunghe circa 15 mm; il che si accorda con una larghezza interiliaca del bacino stimata a circa 36 mm. L'ileo presenta al suo interno due aree di inserzione separate da una cresta verticale mediana. Tali aree non sono particolarmente marcate e portano una granulazione superficiale che fa ritenere possa trattarsi di aree di inserzione muscolare, piuttosto che di aree di connessione fra due ossa.

La forma delle costole sacrali, la struttura della superficie interna dell'ileo e la facilità con cui nella fossilizzazione è avvenuta la disarticolazione fra ileo e costole sacrali, mentre sono resistite, da ciascun lato, le connessioni fra i vari elementi del bacino, fa ritenere che la connessione fra costole sacrali e ileo non fosse in *Drepanosaurus* una connessione diretta. Le lunghe costole sacrali dovevano cioè collegarsi all'ileo solo attraverso connessioni muscolari.

Tabella 6.

Dimensioni del bacino	
Altezza dell'ileo (dall'estremità sup. della lama iliaca alla estremità inf. del processo pubico)	mm 28
Lunghezza massima della lama iliaca	mm 17
Lunghezza dell'ileo in corrispondenza dell'acetabolo	mm 11
Lunghezza massima antero-posteriore della placca pubo-ischiatica	mm 23
Altezza massima della placca pubo-ischiatica . .	mm 21

Arti posteriori

Gli arti posteriori sono conservati complessivamente assai bene, con i diversi elementi che, a parte alcuni casi, mantengono le connessioni anatomiche originali. Della zampa posteriore destra si conservano tutte le ossa: il femore è in connessione con il bacino, con la testa femorale inserita ancora nell'acetabolo, la tibia e la fibula sono prossimalmente in connessione con l'estremità distale del femore, mentre distalmente solo la fibula conserva la connessione con l'astragalo-calcagno; in connessione anatomica sono anche gli elementi del tarso, i metatarsi e le falangi.

Le connessioni anatomiche originali sono ancor meglio conservate nell'arto posteriore sinistro, nel quale manca tuttavia il femore, coperto dalle vertebre caudali prossimali; leggere dislocazioni hanno interessato i tarsali distali.

Dei due femori è dunque conservato solo il destro, esso è visibile in norma pressocché anteriore o preassiale, sebbene abbia subito una debole rotazione in avanti. Da quanto è possibile giudicare da quest'unico elemento, il femore è un osso subcilindrico, allungato, rettilineo e nel complesso esile, nel quale la testa femorale prolunga direttamente l'asse diafisiario e sembra occupare l'intera superficie prossimale, come avviene in molti rettili primitivi. Tale testa femorale ha forma ellittica, come ellittica si presuppone fosse la superficie articolare; poco al di sotto è sviluppato il trocantere interno che scende ventralmente come una estensione della diafisi.

L'asse diafisiario è privo di caratteristiche particolari.

L'estremità distale del femore è espansa e porta due netti condili arrotondati: il condilo esterno (fibulare) più sviluppato in senso verticale del condilo interno (tibiale), separati da una netta fossa intercondilare.

Le epifisi sono ossificate.

Tibia e fibula non sono sviluppate in lunghezza. La tibia è un osso piuttosto robusto, decisamente più robusto della fibula, diritto, espanso alle due estremità, soprattutto a quella prossimale. Nell'esemplare la tibia destra appare, per effetto della fossilizzazione più tozza della sinistra. Nella tibia non vi è traccia della cresta cnemiale, come nella maggior parte dei lepidosauri.

La fibula è più corta della tibia, più sottile e porta espansioni terminali meno accentuate.

Le estremità distali della tibia e della fibula si articolano in due concavità distinte presenti sul margine prossimale dell'astragalo-calcagno.

TABELLA 7.

Femore destro, lunghezza dalla estremità prossimale alla estremità inferiore del condilo esterno	mm 50
Femore destro, larghezza in corrispondenza del condilo interno	mm 6
Femore destro, larghezza all'espansione distale	mm 6,3
Tibia destra, larghezza alla estremità prossimale	mm 8,5
Tibia destra, larghezza alla estremità distale	mm 6
Tibia sinistra, lunghezza	mm 29,8
Tibia sinistra, larghezza alla estremità prossimale	mm 5,8
Tibia sinistra, larghezza alla estremità distale	mm 6
Fibula destra, lunghezza	mm 24,8
Fibula sinistra, lunghezza	mm 26,4
Fibula sinistra, larghezza alla estremità distale	mm 4,3

Come si può facilmente notare le misure dei diversi elementi dei due arti divergono in alcuni casi: ciò è dovuto certamente sia allo schiacciamento subito dall'esemplare, sia, in alcuni casi, alla differente posizione sotto cui si presentano i diversi elementi dello scheletro.

Le ossa del tarso sono ben conservate, in norma dorsale, in ambedue gli arti; nella zampa sinistra gli elementi conservano le connessioni originarie, l'astragalo-calcagno è prossimalmente in connessione con gli elementi del crus e distalmente in connessione con il tarsale centrale e con i tarsali distali, mentre parte di questi ultimi sono lievemente dislocati rispetto ai metatarsali. Nella zampa destra le ossa del tarso sono meno conservate poiché la regione è interessata da una linea di frattura; qui la tibia ha perso la connessione con l'astragalo-calcagno, mentre non tutti i tarsali distali sono ben visibili. Alcuni di essi conservano tuttavia le connessioni originarie con i metatarsali.

Il tarso di *Drepanosaurus* ha struttura decisamente primitiva per certi aspetti, mentre mo-

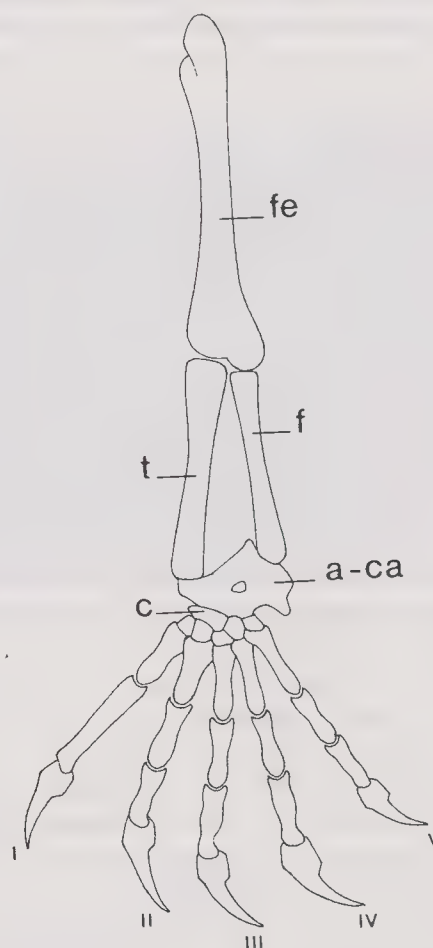



Fig. 9. — Ricostruzione dell'arto posteriore sinistro in norma dorsale. c - centrale; a-ca - astragalo-calcagno; f - fibula; fe - femore; t - tibia.

stra alcuni caratteri evoluti. Esso consta di un tarsale prossimale unico, costituito dalla fusione dell'astragalo e del calcagno, un tarsale centrale e cinque tarsali distali.

Da quanto è possibile vedere nonostante l'evidente schiacciamento subito dall'esemplare durante la fossilizzazione, l'astragalo-calcagno è un osso appiatito dorso-ventralmente, interessato da un ampio foramen per l'arteria perforante, proiettantesi esternamente in una estensione laterale uncinata del calcagno. Il suo margine prossimale presenta due concavità laterali separate da una cresta triangolare elevata, entro le due concavità sono situate le articolazioni con le estremità distali della tibia e della fibula che, a causa della presenza della cresta triangolare mediana, rimangono assai distanziate sul piano trasversale. Le estremità distali di tibia e fibula si articolano dunque, sullo stesso piano, sul margine prossimale dell'astragalo-calcagno e, a giudicare dalla morfologia di questo, la faccetta tibiale risulta più distale di quella fibulare.

Il margine distale dell'astragalo-calcagno ha andamento marcatamente sinuoso; in progressione pre-postassiale sono presenti una concavità cui seguono una convessità ad ampia curvatura, una seconda concavità e infine la proiezione uncinata esterna (o laterale).

Il tarsale centrale è conservato in ambedue gli arti, e non sembra quindi vi possano essere dubbi sulla sua esistenza. Si tratta di un elemento allungato, situato al di sotto della concavità più prossimale del margine distale dell'astrgalo-calcagno, cui sembra essere strettamente unito senza possibilità di movimenti reciproci.

Anche i cinque tarsali distali sembrano costituire fra loro, con l'astragalo-calcagno e con il tarsale centrale un complesso strettamente rigido. Il primo e il quarto tarsale sono quelli di maggiori dimensioni, il quinto è piuttosto ridotto, il terzo sembra parzialmente fuso con questo. Prossimalmente i tarsali distali 1-4 si articolano con il centrale, il quinto si articola invece con l'astragalo-calcagno, mentre si appoggia medialmente sul quarto tarsale distale.

Le superfici distali dei tarsali mostrano nette superfici di articolazione con i rispettivi metatarsali. Queste sembrano avere andamento generale debolmente convesso, sebbene sia impossibile osservare la loro esatta morfologia.

Tutti i metatarsali hanno forma simile, sono elementi diritti, espansi alle estremità distale e prossimale, che variano debolmente in lunghezza e robustezza (tabella 8). L'estremità prossimale di ciascun metatarsale porta una accentuata concavità, corrispondente alla superficie di articolazione con il relativo tarsale distale. Le estremità prossimali dei metatarsi sono strettamente integrate le une con le altre. Distalmente i metatarsali terminano in superfici di articolazione convesse, corrispondenti alle superfici di articolazione concave presenti alle estremità prossimali delle prime falangi. Il 5° metatarso non è uncinato, il che si accorda con la persistenza di un ben distinto 5° tarsale distale.

Forma analoga a quella dei metatarsali presentano le falangi, anch'esse espanse alle due estremità e portanti superfici di articolazione concavo-convesse. La formula delle falangi, 2, 3, 3, 3, 3, mostra una riduzione del numero delle falangi analoga a quella riscontrabile in molti cheloni. In tutte le dita è presente una robusta falange unguale, compressa in senso laterale, terminante distalmente in un artiglio sottile, allungato e debolmente ricurvo. A giudicare dalla forma delle articolazioni vi era ampia possibilità di movimento fra tarsali distali e metatarsali, e fra metatarsali e falangi. Le falangi unguali mostrano una articolazione con le falangi precedenti tale da permettere ampi movimenti in direzione dorso-plantare.

TABELLA 8.

Elementi metapodiali e acropodiali del pes: lunghezze in mm

	Metatarso	1ª falange	2ª falange	3ª falange
1° dito	8,5	15	15	—
2° dito	10	9,8	7,5	12
3° dito	10	9	—	12
4° dito	10	8,5	9,2	10
5° dito	9	8,2	7,9	—

Il tarso di *Drepanosaurus* è sotto certi aspetti piuttosto primitivo: esso ricorda la struttura del tarso nell'eosuco permiano *Youngina* nella forma generale dell'astragalo-calcagno (non fuso in *Youngina*) compresso dorso-ventralmente, nella disposizione delle faccette fibulare e tibiale, situate sul margine prossimale dell'astragalo-calcagno, nella persistenza di un tarsale centrale, nel numero, nella forma e nello sviluppo reciproco dei tarsali distali e, infine, (al di fuori del tarso) nella presenza di un 5° metatarsale non uncinato.

In *Drepanosaurus*, ancor più che in *Youngina,* la stretta unione dei tarsali distali e del tarsale centrale fra loro e con l'astragalo-calcagno e le sviluppate articolazioni prossimali dei metatar-

sali sembrano indicare la realizzazione di un giunto tarso-metatarsale (passante cioè fra tarsali distali e metatarsali), mentre dal punto di vista funzionale l'astragalo-calcagno faceva evidentemente parte del crus, poiché la collocazione sul margine prossimale dell'astragalo-calcagno stesso delle faccette fibulare e tibiale significa impossibilità di movimenti crurotarsali in direzione dorso-plantare.

La struttura del tarso di *Drepanosaurus* non è di per se indicativa di un particolare adattamento, poiché rispecchia il tipo base primitivo di tarso rettiliano (vedi per es. *Labidosaurus*) con l'aggiunta di alcuni caratteri da lepidosauro evoluto come la fusione e l'appiattimento dorsoventrale dell'astragalo-calcagno (osservabili nello *Sphenodon* attuale) e il suo processo laterale uncinato, presente in molti moderni lepidosauri.

Tracce delle parti molli

In diverse regioni del corpo dell'esemplare adulto di *Drepanosaurus unguicaudatus* di cui è stata data la descrizione dello scheletro sono conservate tracce delle parti molli.

La pelle è conservata sotto forma di sottile pellicola carboniosa nella regione scapolare, soprattutto fra il coracoide sinistro e la scapola, e ricopre parzialmente queste ossa. La pelle mostra qui una sottile ornamentazione costituita da piccoli tubercoli a disposizione non regolare.

Evidenti tracce della pelle sono conservate in più punti della coda. La pelle ricopre parte delle prime vertebre caudali, nascondendo le spine neurali, ed è conservata fra le emapofisi per tutta la lunghezza della coda. In corrispondenza delle ultime 7 vertebre caudali (esclusa la caudale terminale uncinata) i lembi di pelle conservati portano numerose incisioni semicircolari, orientate tutte nella medesima direzione e apparentemente embriciate, interpretabili come cicatrici di inserzione di scaglie.

Da tutto ciò si può ipotizzare che *Drepanosaurus* possedesse scaglie probabilmente estese a tutta la regione dorsale del corpo ed a tutta la coda, dorsalmente e ventralmente, la regione ventrale fra il cinto scapolare e il cinto pelvico mancava invece di scaglie ed era coperta da una epidermide tubercolata.

Si ricorda, a questo riguardo, che, mentre nei *Paliguanidae* le scaglie erano estese anche alla regione ventrale, nelle moderne lucertole le scaglie ventrali sono andate perdute.

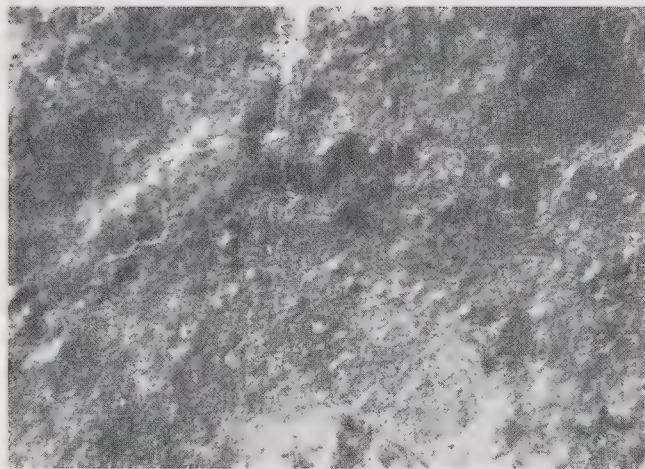



Fig. 10. — Tubercolazione della pelle osservabile nella regione ventrale del tronco, in prossimità dei coracoidi.

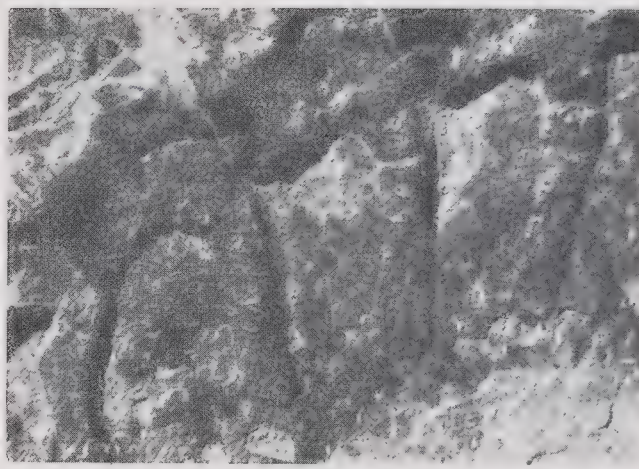



Fig. 11. — Cicatrici delle inserzioni delle scaglie visibili sulla pelle conservata nella regione distale della coda.

CLASSIFICAZIONE

Come già messo in evidenza al momento della definizione del genere *Drepanosaurus* (Pinna 1980, pag. 191) la mancanza del cranio sia nell'esemplare adulto qui descritto in dettaglio, sia in quelli che sono stati ritenuti essere esemplari giovanili della stessa specie, rende assai difficile sia un confronto, sia una attribuzione sistematica precisa del genere in esame.

La struttura dello scheletro postcraniale è tuttavia indicativa dell'appartenenza del *Drepanosaurus unguicaudatus* alla sottoclasse *Lepidosauria*: basterà citare a questo riguardo la confor-

mazione del bacino e del cinto pelvico, la struttura del femore, del tarso e del pes, e la presenza di una epidermide a scaglie.

Se si vuole tuttavia giungere ad una classificazione più approfondita il problema diviene complesso e la mancanza del cranio risulta determinante. E' noto, per esempio, che il limite fra *Eosuchia* e *Squamata* si basa in primo luogo sull'andamento dell'apertura temporale inferiore, chiusa o aperta verso il basso, e che lo scheletro postcraniale non è sufficientemente indicativo per porre questo limite. L'interpretazione dei caratteri dello scheletro postcraniale è spesso contraddittoria: è quanto avviene, per esempio, per la finestra tiroidea, assente nei *Paliguanidae* ritenuti all'origine dei *Lacertilia* (CARROL 1982), presente e aperta verso il basso in *Gephyrosaurus* classificato come eosuco (EVANS 1981), in *Macrocnemus* e in *Tanystropheus*, quest'ultimo classificato come *Lacertilia* (WILD 1974), presente e non aperta verso il basso in *Icarosaurus*, considerato uno dei primi veri *Lacertilia* (COLBERT 1970).

A ciò si aggiunga che la classificazione dei lepidosauri e i limiti fra i vari ordini della sottoclasse non sono a tutt'oggi stabiliti con certezza e che rimangono perciò contrasti notevoli fra gli schemi sistematici proposti dai diversi autori, schemi che rispecchiano a loro volta idee diverse sulle relazioni filetiche fra i vari gruppi. Tale non concordanza di idee circa la classificazione dei lepidosauri, aggiunta alla incompletezza dello scheletro ed alle particolari caratteristiche in esso riscontrate, rende la classificazione del genere *Drepanosaurus* ancor più complessa.

L'analisi dello scheletro effettuata nelle pagine precedenti ha messo in luce l'esistenza nella struttura anatomica del genere *Drepanosaurus* di caratteri contraddittori, nel senso che tale rettile sembra possedere, mescolati assieme in una sorta di mosaico, caratteri primitivi e caratteri evoluti, caratteri che indicano in alcune parti affinità con rincocefali sfenodonti (per es. il bacino), in altre affinità con gli squamati lacertili, in altre ancora affinità con gli eosuchi.

Così, nella colonna vertebrale la presenza di costole sacrali e la struttura delle vertebre dorsali sono caratteri primitivi, mentre le vertebre caudali hanno un aspetto più evoluto. Il cinto scapolare sembra essere evoluto nella direzione dei *Lacertilia*, sia per la scapola corta e tozza, espansa alle due estremità, priva del forame sopraglenoideo, sia per la presenza probabile di una soprascapola, sia per il coracoide che si proietta completamente in avanti rispetto alla cavità glenoidea e che mostra la tendenza alla formazione di finestre coracoidee, sia infine per la forma caratteristica della cavità glenoidea. L'omero per contro è molto primitivo, privo di torsione e portante il forame ectepicondilare.

Anche il femore conserva un aspetto primitivo, con testa femorale che prolunga direttamente l'asse diafisiario e occupa l'intera superficie prossimale.

Il tarso infine è un miscuglio di caratteri evoluti e caratteri primitivi: evoluta è la fusione fra l'astragalo e il calcagno, l'appiattimento dorso ventrale di questo elemento, la presenza del processo laterale uncinato, primitivi sono la persistenza del centrale e del 5° tarsale distale e il 5° metatarsale non uncinato. Il tarso nel suo complesso è assai simile a quello dell'eosuco *Youngina*.

In assenza del cranio (troppo scarsi sono i resti ad esso attribuibili), è ai caratteri dello scheletro postcraniale che bisogna affidarsi per una classificazione al di sotto del livello di sottoclasse, e tali caratteri inducono a porre il *Drepanosaurus* lungo la linea di sviluppo dei *Lacertilia*.

Indicativi a questo riguardo sono soprattutto la struttura del cinto scapolare, che ricorda il cinto del sauro mesozoico *Palaeolacerta* (HOFFSTETTER 1964) e quello dei lacertili moderni, soprattutto nella posizione del coracoide, la conformazione del cinto pelvico, confrontabile con quello di *Icarosaurus*, seppure di tipo più sfenodontide, e la presenza di squame.

Si ritiene dunque che il genere *Drepanosaurus* sia un rappresentante del sottordine *Lacertilia* (sottordine *Eolacertilia* sensu ESTES, 1983), nel cui scheletro sono presenti caratteri primitivi non specializzati derivati dai predecessori eosuchi (per es. la struttura del tarso), accanto a caratteri molto specializzati. Si ritiene cioè che tale genere sia da porsi, assieme alle forme coeve specializzate in altra direzione, quali *Icarosaurus* e *Kuehneosaurus*, all'inizio della storia di tale sottordine.

ANATOMIA FUNZIONALE E ADATTAMENTO

Il *Drepanosaurus unguicaudatus* era un lepidosauro specializzato per un modo di vita del tutto particolare: era un rettile scavatore, probabilmente non adattato, per la sua mole, alla vita sotterranea, ma specializzato per lo scavo alla ricerca di cibo.

Questo modo di vita si desume dall'analisi dei caratteri del tutto particolari che il suo scheletro possiede, ed in particolare dalla struttura di alcune parti della colonna vertebrale e dalla costruzione del cinto scapolare e degli arti anteriori.

L'adattamento fossorio porta nei vertebrati ad alcune clamorose modificazioni dello scheletro, che coinvolgono soprattutto la costruzione del cinto scapolare e dell'arto anteriore e di quelle parti dello scheletro che con tali parti modificate entrano in contatto.

Nei vertebrati adattati allo scavo, siano essi rettili o mammiferi, le maggiori specializzazioni sono perciò localizzate a livello del cinto e delle zampe anteriori, mentre altre regioni dello scheletro possono risultare a volte del tutto prive di una particolare specializzazione.

E' quanto avviene nel genere *Drepanosaurus* la cui principale e più evidente indicazione all'adattamento fossorio è data dallo sviluppo abnorme della falange unguale del 2° dito, in rapporto alle altre dita della mano.

Il cinto scapolare di *Drepanosaurus*, non particolarmente sviluppato nel suo complesso, possiede come carattere del tutto inusuale le due clavicole e l'interclavicola assai larghe e ben sviluppate. Questo sviluppo assume una precisa connotazione se messo in relazione con una attività fossoria degli arti anteriori. La grande robustezza e ampiezza delle clavicole e dell'interclavicola permette infatti da un lato lo sviluppo dei muscoli elevatori del braccio, quali il deltoide clavicolare e il sopracoracoideo, dall'altro l'allargamento del trapezio, del pettorale e dello sternocleidomastoideo che contribuiscono ad assicurare una forte congiunzione fra tronco e cinto.

Che il cinto avesse una connessione con il tronco particolarmente robusta, come avviene in tutti gli animali fossori, appare chiaramente non solo dallo sviluppo degli elementi dermici del cinto stesso, il cui sviluppo permette una maggiore base di appoggio muscolare, ma anche dallo sviluppo delle neurapofisi delle prime vertebre dorsali (e probabilmente anche delle cervicali) che dovevano formare una ampia superficie di base per un trapezio e un latissimus dorsi particolarmente forti.

Nell'arto anteriore sono da considerare in particolare le seguenti caratteristiche: il rapporto dimensionale fra elementi epipodiali e omero, il pronunciato processo olocranico dell'ulna, la struttura del carpo e quella della mano.

L'omero di *Drepanosaurus* è il 190% della lunghezza degli elementi epipodiali (escludendo dal conto della lunghezza di questi il pronunciato processo olecranico dell'ulna). Tale accorciamento di radio e ulna, del tutto inusuale per un lepidosauro terrestre (nei quali i propodiali sono generalmente il 120-140% della lunghezza degli epipodiali), dovendosi escludere un adattamento acquatico del tutto improponibile, può essere agevolmente messo in relazione con un adattamento fossorio.

Tipico delle forme scavatrici è anche lo sviluppo del processo olecranico dell'ulna, che è da mettere in relazione con un notevole sviluppo del tricipite estensore del gomito, che indicherebbe a sua volta una notevole potenza di estensione dell'avambraccio rispetto all'omero.

Da quanto è possibile osservare sulla base della posizione di fossilizzazione, l'arto anteriore doveva essere caratterizzato da una notevole possibilità di rotazione che permetteva, a omero proiettato orizzontalmente, un movimento di rotazione verso l'esterno della mano. Ciò si deduce sia dalla posizione incrociata dell'ulna e del radio, sia dalla costruzione della testa dell'omero, solo debolmente spostata in direzione dorsale, che doveva permettere una buona rotazione della spalla quando l'osso era orizzontalmente proiettato all'infuori, sia dalla compatta struttura del carpo che doveva fornire all'ulna e al radio un'ampia superficie di articolazione.

Sebbene la struttura del carpo non sia osservabile nell'esemplare, si può tuttavia ritenere che esso fosse notevolmente accorciato, il che può indicare una specializzazione diversa dalla normale marcia quadrupede, nella quale il carpo necessita di un certo grado di flessibilità per la trasmissione del peso dagli elementi epipodiali agli elementi metapodiali dell'arto. Il carpo accorciato e compatto è un carattere comune a molti scavatori; esso assicura la compattezza fra antebrachium e manus indispensabile ad un arto sottoposto alle sollecitazioni derivanti dall'attività di scavo.

Indicativa di una attività fossoria è anche la struttura della mano: la riduzione del numero delle falangi e, soprattutto, la disproporzione dimensionale fra il 2° e le altre dita. Una mano costruita come quella di *Drepanosaurus* non è mano da predatore, che presenta solitamente gli artigli di dimensioni subuguali: lo sviluppo del 2° dito fornito di una falange unguale enorme e di foggia caratteristica fa presupporre un adattamento del tutto particolare. Sono a questo riguardo indicative le analogie con la mano di alcuni xenartri attuali, quali *Myrmecophaga*, che inducono a ritenere possibile, in mancanza di dati più precisi

relativi a adattamenti più peculiari, una capacità fossoria.

Nella mano si nota inoltre una scarsa capacità di flessione dei metacarpi rispetto al carpo, mentre la struttura delle articolazioni distali dei metacarpi e le articolazioni delle prime falangi del 3°, 4° e 5° dito mostrano una buona possibilità di flessione in avanti rispetto ai metacarpi corrispondenti.

In tutte le dita, ad eccezione del 2°, l'articolazione fra la prima falange e la falange ungueale, espansa ventralmente, indica solo una possibilità di flessione dell'artiglio verso il basso. Per quanto riguarda il 2° dito, dotato della falange ungueale sviluppatissima, è da ipotizzare una grande capacità di flessione della falange rispetto al metacarpo corrispondente, ed una grande capacità di flessione della falange ungueale rispetto alla prima falange, così che l'artiglio doveva poter essere tenuto sollevato rispetto alle altre dita allorchè la mano poggiava normalmente a terra. La prima falange del 2° dito era ben sviluppata, atta a sostenere il peso e la forza del grande artiglio. Questo si articolava alla falange precedente attraverso un'articolazione regolarmente espansa sia ventralmente, sia dorsalmente. Tale articolazione si inseriva sul margine infero-posteriore della falange ungueale, lasciando, dorsalmente rispetto a tale articolazione, un'ampia zona per l'inserzione dei muscoli estensori e dei tendini.

La struttura generale e i rapporti reciproci dei vari elementi ossei dell'arto anteriore tendono ad indicare dunque che questo doveva venire utilizzato per un'attività di scavo.

Poiché l'ulna e il radio avevano una buona capacità di torsione rispetto all'omero, poiché l'omero stesso poteva ruotare attorno al suo asse diafisiario e poiché l'antebrachium aveva una grande forza di estensione rispetto all'omero, non si può escludere che l'arto lavorasse con movimenti laterali dall'interno verso l'esterno rispetto all'asse del corpo, con la palma della mano ruotata all'infuori, soprattutto attraverso movimenti di flessione dell'avambraccio rispetto all'omero. La compattezza del carpo, la scarsa capacità di flessione dei metacarpi rispetto al carpo e la riduzione delle falangi rendevano la mano particolarmente resistente alle sollecitazioni derivanti dall'attività di scavo.

Per contro la scarsa flessibilità carpo-metacarpale e la presenza dell'enorme falange ungueale del 2° dito sono indizi molto probanti di una certa difficoltà nella normale deambulazione quadrupede.

Le indicazioni di un modo di vita fossorio che vengono fornite dalla struttura del cinto scapolare e degli arti anteriori sembrano accordarsi con altri caratteri dello scheletro, in particolare con lo sviluppo del pes e con l'insolito rostro caudale.

Nelle forme adattate allo scavo non esistono specializzazioni particolari a livello del bacino e dell'arto posteriore, se si fa eccezione per un notevole sviluppo del pes. Ciò è stato riscontrato anche nel genere *Drepanosaurus*, il cui bacino non mostra particolari specializzazioni e il cui arto posteriore richiama nelle linee generali la struttura del tipico arto lacertiliano. Nell'arto posteriore di *Drepanosaurus* è da notare in particolare il rapporto dimensionale fra elementi epipodiali e propodio. Il femore è qui infatti il 160% degli elementi epipodiali, mentre nei lepidosauri terrestri tale valore oscilla fra il 120% e il 140%. Ciò permette di escludere che *Drepanosaurus* fosse una agile forma terrestre, come d'altra parte dimostra anche la forma tozza del tronco.

La struttura del femore, diritto e con testa femorale situata in posizione terminale, come diretta continuazione dell'asse diafisiario, indica che il movimento di questo osso doveva essere confinato essenzialmente sul piano orizzontale, mentre la forte cresta acetabolare presente sull'ileo e sul pube indica una limitazione degli spostamenti in avanti del femore stesso. Si può supporre quindi che questo osso non avesse ampia capacità di movimento al di fuori del piano orizzontale e che il piede fosse diretto verso l'esterno in ragione della disposizione della tibia e della fibula sul medesimo piano orizzontale.

La struttura dell'arto posteriore e lo sviluppo in lunghezza del pes possono essere messi in relazione con un adattamento all'attività di scavo, durante la quale l'arto posteriore e il piede hanno la funzione di opporsi alla trazione in avanti che il movimento dell'arto anteriore opera sul corpo dell'animale.

Tale trazione in avanti generata dal movimento di scavo giustifica in molte specie fossorie la presenza nella regione caudale di apparati con funzione di ancoraggio (nei lacertilia fossori attuali sono presenti scaglie variamente conformate). In tal senso va a mio avviso interpretato il rostro caudale presente in *Drepanosaurus*.

L'assenza del cranio è un ostacolo fondamentale alla ricostruzione di *Drepanosaurus* e del suo modo di vita. I dati desumibili dallo scheletro postcraniale non forniscono infatti che indicazioni parziali, così che l'interpretazione dell'animale non può che essere in parte ipotetica.

Dall'analisi dello scheletro postcraniale si deduce che il *Drepanosaurus unguicaudatus* era un animale lungo allo stato adulto 45 o 46 cm, dal corpo tozzo e moderatamente depresso, capace di una notevole attività di scavo, affidata soprattutto agli arti anteriori, e probabilmente lento nella deambulazione.

L'assenza della testa impedisce di conoscere se esso fosse in grado di scavare tane sotterranee o se si limitasse invece solo a scavi superficiali per la ricerca del cibo, come pare probabile in base ai caratteri dello scheletro postcraniale.

La presenza nel Triassico superiore di forme altamente specializzate, in direzioni diverse, quali *Drepanosaurus*, *Icarosaurus* e *Kuehneosaurus*, sta ad indicare che l'inizio della storia evolutiva dei *Lacertilia* fu caratterizzato da una radiazione adattativa che portò ad una veloce differenziazione del gruppo in forme diverse, caratterizzate da adattamenti assai spinti.

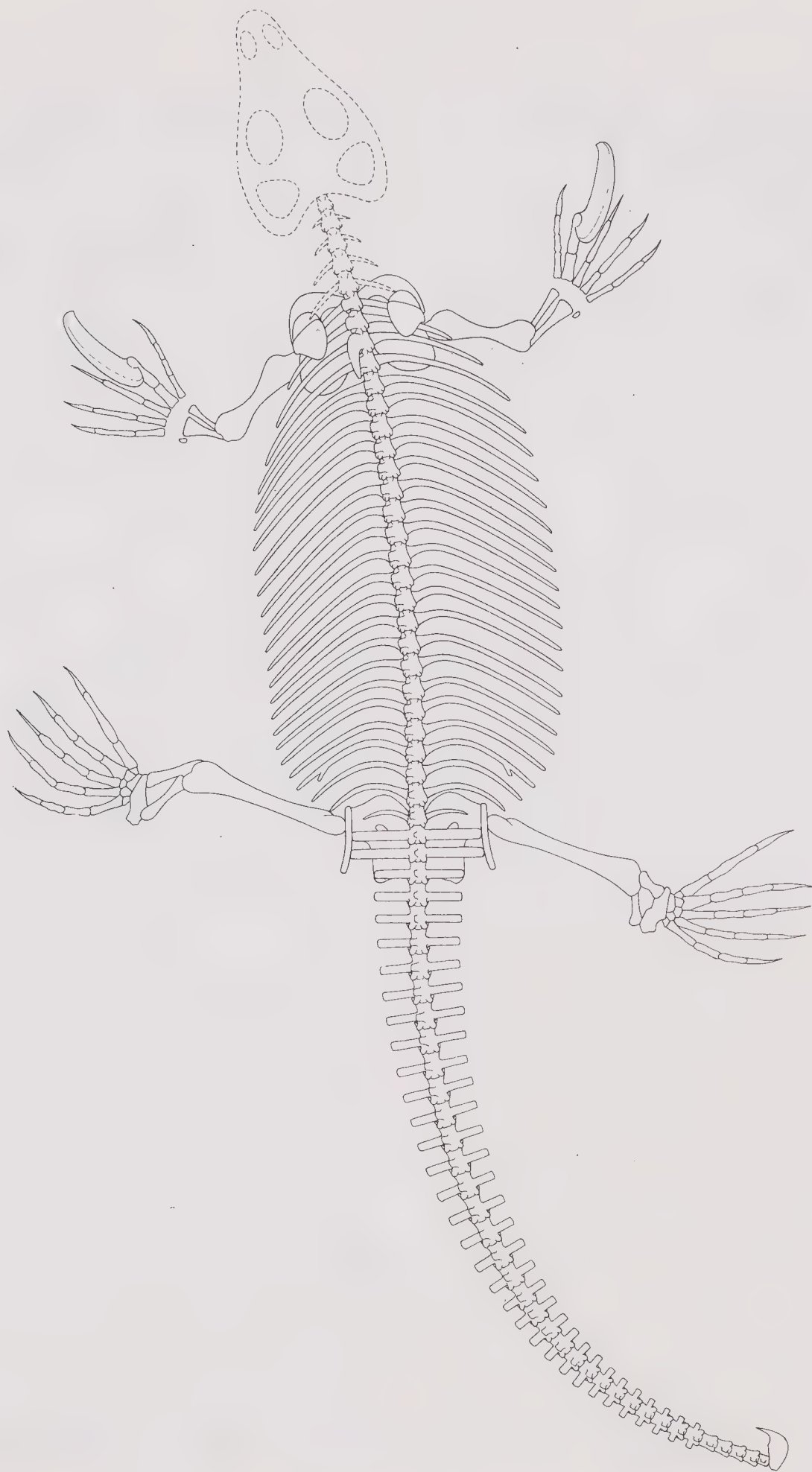



Fig. 12. — Ricostruzione dello scheletro di *Drepanosaurus unguicaudatus* in norma dorsale (Disegno di M. Demma).

BIBLIOGRAFIA

BROILI F., 1926 - Ein neuer Fund von Pleurosaurus aus dem Malm Frankens - *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, vol. 30, 48 pagg.

BROOM R., 1906 - On the South African Diaptosaurian Reptile Howesia - *Proc. Zool. Soc. London*, pagg. 591-600.

BROOM R., 1921 - On the Structure of the Reptilian Tarsus - *Proc. Zool. Soc. London*, pagg. 143-155. the Eosuchia - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 51,

BROOM R., 1924 - Further evidence on the structure of the Eosuchia - *Bull. Amm. Mus. Nat. Hist.*, vol. 51, pagg. 67-76.

BROOM R., 1926 - On the nearly complete Skeleton of a new Eosuchian Reptile (Palaeagama rielhaueri gen. et. sp. nov.) - *Proc. Zool. Soc. London*, pagg. 487-491.

CAMP C. L., 1923 - Classification of the Lizards - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 48, pagg. 289-435.

CAMP C. L., 1945 - Prolacerta and the protorosaurian reptile - *Am. Jour. Sc.*, vol. 243, pagg. 17-32.

CARROLL R. L., 1969 - Problems of the origin of reptiles - *Biol. Rev.*, vol. 44, pagg. 393-452.

CARROLL R. L., 1975 - Permo-Triassic « Lizards » from the Karroo - *Pal. afr.*, vol. 18, pagg. 71-87.

CARROLL R. L., 1976 - Noteosuchus - the oldest known Rhynchosaur - *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 72, pagg. 37-57.

CARROLL R. L., 1976 - Galesphyrus capensis, a Younginid Eosuchian from the cistecephalus zone of South Africa - *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 72, pagg. 59-68.

CARROLL R. L., 1977 - The origin of lizards. In ANDREWS S. M., MILES R. S., WALKER A. D. - Problems in Vertebrate Evolution - *Linn. Soc. Symp.*, n. 4, pagg. 359-396.

CARROLL R. L., 1978 - Permo-Triassic « Lizards » from the Karoo System. Part. II. A Gliding Reptile from the Upper Permian of Madagascar - *Pal. afr.*, vol. 21, pagg. 143-159.

CARROLL R. L., 1982 - A short limbed Lizard from Lystrosaurus zone (Lower Triassic) of South Africa - *J. Pal.*, vol. 56, pagg. 183-190.

CARROLL R. L., GALTON P. M., 1977 - « Modern » lizard from the Upper Triassic of China - *Nature*, vol. 266, pagg. 252-255.

CARROLL R. L., THOMPSON P., 1982 - A bipedal lizardlike reptile from the Karroo - *J. Pal.*, vol. 56, pagg. 1-10.

COCUDE MICHEL M., 1959 - Le carpe de Homeosaurus, Sphénodontidé Jurassique - *Bull. Soc. Geol. France*, vol. 1, ser. 7, pagg. 230-232.

COCUDE MICHEL M., 1960 - Les Sauriens des calcaires lithographiques de Bavière d'âge portlandien inférieur - *Bull .Soc. Geol. France*, vol. 2, ser. 7, pagg. 707-710.

COCUDE MICHEL M., 1963 - Les rhynchocéphales et les sauriens des calcaires lithographiques d'Europe occidentale - *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, vol. 7, 187 pagg.

COLBERT E. H., 1970 - The Triassic Gliding reptile Icarosaurus - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 143, pagg. 89-142.

CURRIE P. J., 1982 - The osteology and relationships of Tangasaurus mennelli Haughton (Reptilia, Eosuchia) - *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 86, pagg. 247-265.

ESTES R., 1983 - Sauria terrestria, Amphisbaenia. In KUHN O., *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 10 A.

ETHERIDGE R., 1967 - Lizard Caudal Vertebrae - *Copeia*, vol. 4, pagg. 699-721.

EVANS S. E., 1980 - The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales - *Zool. Journ., Linn. Soc.*, vol. 70, pagg. 203-264.

EVANS S. E., 1981 - The postcranial skeleton of the Lower Jurassic eosuchian Gephyrosaurus bridensis - *Zool. Journ. Linn. Soc.*, vol. 73, pagg. 81-116.

FRASER N. C., 1982 - A new Rhynchocephalian from the british Upper Trias - *Palaeontology*, vol. 25, pagg. 709-725.

GADOW H., 1897 - On the evolution of the Vertebral Column of Amphibia and Amniota - *Phil. Trans. R. Soc. London*, vol. 187, pagg. 1-57.

GILMORE C. W., 1942 - Osteology of Polyglyphanodon, an upper cretaceous lizard from Utah - *Proc. U.S. Nat. Mus.*, vol. 92, pagg. 229-265.

GILMORE C. W., 1942 - Fossil lizards of Mongolia - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 81, pagg. 361-384.

GOODRICH E. S., 1958 - Studies on the structure and development of vertebrates - *Dover*, 2 voll.

GOW C. E., 1975 - The morphology and relationships of Youngina capensis Broom and Prolacerta broomi Parrington - *Pal. afr.*, vol. 18, pagg. 89-131.

GÜNTHER A., 1867 - Contribution to the Anatomy of Hatteria - *Phil. Trans. R. Soc. London*, vol. 157, pagg. 595-629.

HAUGHTON S. H., 1924 - On Reptilian Remains from the Karroo Beds of East Africa - *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, vol. 80, 11 pagg.

HOFFSTETTER R., 1942 - Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés a la famille des Iguanidae - *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, vol. 14, pagg. 233-240.

HOFFSTETTER R., 1946 - Sur les Gekkonidae fossiles - *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, vol. 18, pagg. 195-203.

HOFFSTETTER R., 1953 - Les Sauriens Anté-Crétacés - *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, vol. 25, pagg. 345-352.

HOFFSTETTER R., 1964 - Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Baviére et de Mandchourie - *Senck. biol.*, vol. 45, pagg. 281-324.

HOWES G. B., SWINNERTON H. H., 1901 - On the development of the Skeleton of the Tuatara, Sphenodon punctatus - *Trans. Zool. Soc. London*, vol. 16, pagg. 1-76.

HUENE F., 1938 - Stenaulorhynchus ein Rhynchosauride des ostafrikanischen Obertrias - *Nova acta Leop.*, vol. 6, pagg. 83-121.

HUXLEY T. H., 1868 - On Saurosternon Bainii, and Pristerodon Mc Kayi, Two New Fossil Lacertilian Reptiles from South Africa - *Geol. Mag.*, vol. 47, pagg. 201-205.

KUHN O., 1969 - Handbuch der Paläoherpetologie. Part 9 - Gustav Fischer.

KUHN-SCHNYDER E., 1952 - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XVII. Askeptosaurus italicus Nopcsa - *Schw. Pal. Abh.*, vol. 69.

KUHN-SCHNYDER E., 1954 - L'origine delle lucertole - *Endeavour*, vol. 13, pagg. 213-219.

LÉCURU S., 1968 - Remarques sur le scapulo-coracoide des Lacertiliens - *Ann. Sc. Nat. Zool.*, vol. 10, pagg. 475-510.

LÉCURU S., 1968 - Etude des variations morphologiques du sternum, des clavicules et de l'interclavicule des lacertiliens - *Ann. Sc. Nat. Zool.*, vol. 10, pagg. 511-544.

LÉCURU S., 1973 - Morphologie comparée du carpe chez les lepidosauriens actuels (Rhynchocephales, Lacertiliens, Amphisbéniens) - *Gegen. morph. Jh.*, vol. 119, pagg. 727-766.

MATEER N. J., 1982 - Osteology of the Jurassic lizard Ardeosaurus brevipes (Meyer) - *Palaeontology*, vol. 25, pagg. 461-469.

NOPCSA F., 1923 - Die Familien der Reptilien - *Forts. Geol. Pal.*, vol. 2, 210 pagg.

PARRINGTON M. A., 1935 - On Prolacerta broomi gen. et sp. n., and the Origin of Lizards - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 16, pagg. 197-205.

PEABODY F. E., 1951 - The origin of the Astragalus of reptiles - *Evolution*, vol. 5, pagg. 339-344.

PEYER B., 1937 - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. X. Clarazia schinzi nov. gen. nov. spec. XI. Hescheleria rubeli nov. gen. nov. spec. XII. Macrocnemus bassanii Nopcsa - *Abh. Schw. Pal. Gesell.*, vol. 57.

PINNA G., 1980 - Drepanosaurus unguicaudatus, nuovo genere e nuova specie di lepidosauro del Trias alpino - *Atti Soc. It. Sc. Nat. Museo Milano*, vol. 121, pagg. 181-192.

PIVETEAU J., 1926 - Paléontologie de Madagascar. XIII. Amphibiens et Reptiles Permiens - *Ann. Pal.*, vol. 15, pagg. 55-179.

ROBINSON P. L., 1957 - The mesozoic fissures of the Bristol Channel area and their vertebrate faunas - *Linn. Soc. Journ.*, vol. 43, pagg. 260-282.

ROBINSON P. L., 1962 - Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain - *Proc. Geol. Soc. London*, n. 1593-1602, pagg. 137-146.

ROBINSON P. L., 1967 - Triassic vertebrates from lowland and upland - *Science and Culture*, vol. 32, pagg. 169-173.

ROBINSON P. L., 1967 - The evolution of the Lacertilia - *Probl. Act. de Pal., Coll. Int. C.N.R.S.*, n. 163, pagg. 395-407.

ROBINSON P. L., 1973 - A problematic reptile from the British Upper Trias - *Journ. Geol. Soc. London*, vol. 129, pagg. 457-479.

ROBINSON P. L., 1975 - The function of the hooked fifth metatarsal in Lepidosaurian reptiles - *Probl. Act. de Pal., Coll. Int. C.N.R.S.*, n. 218, pagg. 461-483.

ROMER A. S., 1956 - Osteology of the Reptiles - *Univ. Chicago Press.*

SCHAEFFER B., 1941 - The morphological and functional evolution of the Tarsus in amphibians and reptiles - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 78, pagg. 395-472.

SIEBENROCK F., 1893 - Zur Osteologie des Hatteria-Kopfes - *Sitz. Mat. Natur. Cl. Akad. Wiss.*, vol. 102, pag. 250-268.

WATSON M. S., 1917 - A Sketch Classification of the Pre-Jurassic Tetrapod Vertebrates - *Proc. Zool. Soc. London*, pagg. 167-186.

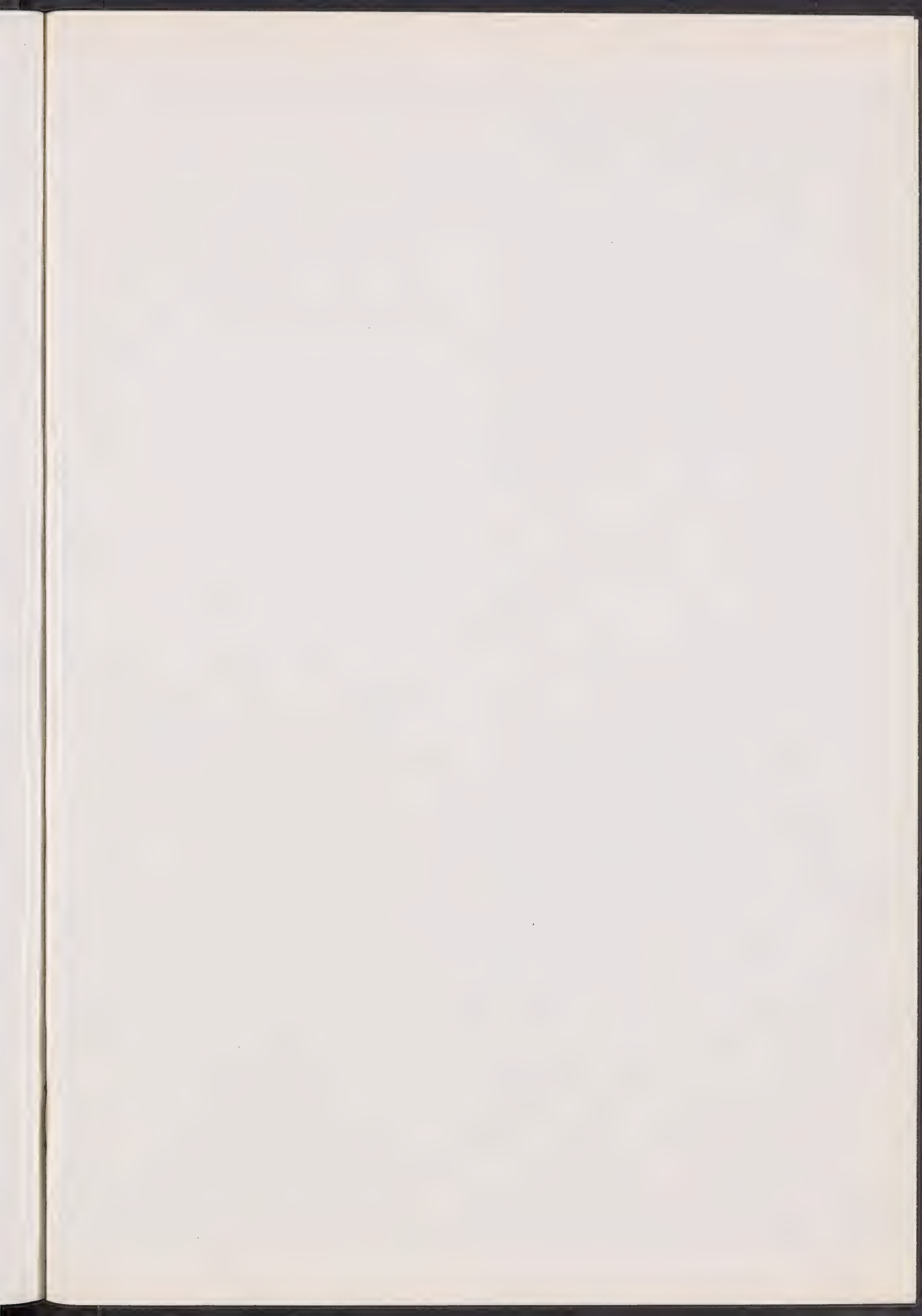
WATSON M. S., 1926 - The evolution and origin of the Amphibia - *Phil. Trans. R. Soc. London*, vol. 214, pagg. 189-257.

WATSON M. S., 1942 - On Permian and Triassic Tetrapods - *Geol. Mag.*, vol. 79, pagg. 81-116.

WATSON M. S., 1957 - On Millerosaurus and the Early History of the Sauropsid Reptiles - *Phil. Trans. R. Soc. London*, vol. 240, pagg. 325-400.

WILD R., 1974 - Tanystropheus longobardicus (Bassani). In KUHN-SCHNYDER E. e PEYER B., Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen - *Schw. Pal. Abh.*, vol. 95, 162 pagg.

WILD R., 1980 - Neue Funde von Tanystropheus (Reptilia, Squamata). In KUHN-SCHNYDER E. e PEYER B., Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen - *Schw. Pal. Abh.*, vol. 102, 31 pagg.

WILLISTON S. W., 1925 - The osteology of the Reptiles - *Cambridge Harvard Univ. Press.*

Drepanosaurus unguicaudatus, olotipo. Grandezza naturale (Foto L. Spezia).

Dre

Drepanosaurus unguicaudatus, olotipo, disegno dello scheletro in grandezza naturale (Disegno di M. Demma).

VOLUME XII.

I - VIALLI V., 1956 - Sul rinoceronte e l'elefante dei livelli superiori della serie lacustre di Leffe (Bergamo). *pp. 1-70, 4 figg., 6 tavv.*

II - VENZO S., 1957 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico del Garda. Parte I: Tratto occidentale Gardone-Desenzano. *pp. 71-140, 14 figg., 6 tavv., 1 carta.*

III - VIALLI V., 1959 - Ammoniti sinemuriane del Monte Albenza (Bergamo). *pp. 141-188, 2 figg., 5 tavv.*

VOLUME XIII.

I - VENZO S., 1961 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico del Garda. Parte II. Tratto orientale Garda-Adige e anfiteatro atesino di Rivoli veronese. *pp. 1-64, 25 figg., 9 tavv., 1 carta.*

II - PINNA G., 1963 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Mercaticeras, Pseudomercaticeras* e *Brodieia. pp. 65-98, 2 figg., 4 tavv.*

III - ZANZUCCHI G., 1963 - Le Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) di Entratico in Val Cavallina (Bergamasco orientale). *pp. 99-146, 2 figg., 8 tavv.*

VOLUME XIV.

I - VENZO S., 1965 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico frontale del Garda dal Chiese all'Adige. *pp. 1-82, 11 figg., 4 tavv., 1 carta.*

II - PINNA G., 1966 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell' Alpe Turati (Erba, Como). Famiglia *Dactylioceratidae. pp. 83-136, 4 tavv.*

III - DIENI I., MASSARI F. e MONTANARI L., 1966 - Il Paleogene dei dintorni di Orosei (Sardegna). *pp. 137-184, 5 figg., 8 tavv.*

VOLUME XV.

I - CARETTO P. G., 1966 - Nuova classificazione di alcuni Briozoi pliocenici, precedentemente determinati quali Idrozoi del genere *Hydractinia* Van Beneden. *pp. 1-88, 27 figg., 9 tavv.*

II - DIENI I. e MASSARI F., 1966 - Il Neogene e il Quaternario dei dintorni di Orosei (Sardegna). *pp. 89-142, 8 figg., 7 tavv.*

III - BARBIERI F. - IACCARINO S. - BARBIERI F. & PETRUCCI F., 1967 - Il Pliocene del Subappennino Piacentino-Parmense-Reggiano. *pp. 143-188, 20 figg., 3 tavv.*

VOLUME XVI.

I - CARETTO P. G., 1967 - Studio morfologico con l'ausilio del metodo statistico e nuova classificazione dei Gasteropodi pliocenici attribuibili al *Murex brandaris* Linneo. *pp. 1-60, 1 fig., 7 tabb., 10 tavv.*

II - SACCHI VIALLI G. e CANTALUPPI G., 1967 - I nuovi fossili di Gozzano (Prealpi piemontesi). *pp. 61-128, 30 figg., 8 tavv.*

III - PIGORINI B., 1967 - Aspetti sedimentologici del Mare Adriatico. *pp. 129-200, 13 figg., 4 tabb., 7 tavv.*

VOLUME XVII.

I - PINNA G., 1968 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Famiglie *Lytoceratidae, Nannolytoceratidae, Hammatoceratidae* (excl. *Phymatoceratinae*), *Hildoceratidae* (excl. *Hildoceratinae* e *Bouleiceratinae*). *pp. 1-70, 2 tavv. n.t., 6 figg., 6 tavv.*

II - VENZO S. & PELOSIO G., 1968 - Nuova fauna a Ammonoidi dell'Anisico superiore di Lenna in Val Brembana (Bergamo). *pp. 71-142, 5 figg., 11 tavv.*

III - PELOSIO G., 1968 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Hildoceras, Phymatoceras, Paroniceras* e *Frechiella*. Conclusioni generali. *pp. 143-204, 2 figg., 6 tavv.*

VOLUME XVIII.

I - PINNA G., 1969 - Revisione delle ammoniti figurate da Giuseppe Meneghini nelle Tavv. 1-22 della « *Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique* » (1867-1881). *pp. 5-22, 2 figg., 6 tavv.*

II - MONTANARI L., 1969 - Aspetti geologici del Lias di Gozzano (Lago d'Orta). *pp. 23-92, 42 fgg., 4 tavv. n.t.*

III - PETRUCCI F., BORTOLAMI G. C. & DAL PIAZ G. V., 1970 - Rcerche sull'anfiteatro morenico di Rivoli-Avigliana (Prov. Torino) e sul suo substrato cristallino. *pp. 93-169, con carta a colori al 1:40.000, 14 figg., 4 tavv. a colori e 2 b. n.*

VOLUME XIX.

I - CANTALUPPI G., 1970 - Le *Hildoceratidae* del Lias medio delle regioni mediterranee - Loro successione e modificazioni nel tempo. Riflessi biostratigrafici e sistematici. *pp. 5-46, con 2 tabelle nel testo.*

II - PINNA G. & LEVI-SETTI F., 1971 - I *Dactylioceratidae* della Provincia Mediterranea (*Cephalopoda Ammonoidea*). *pp. 47-136, 21 figg., 12 tavv.*

III - PELOSIO G., 1973 - Le ammoniti del Trias medio di Asklepieion (Argolide, Grecia) - I. Fauna del « calcare a *Ptychites* » (Anisico sup.). *pp. 137-168, 3 figg., 9 tavv.*

VOLUME XX.

I - CORNAGGIA CASTIGLIONE O., 1971 - La cultura di Remedello. Problematica ed ergologia di una facies dell'Eneolitico Padano. *pp. 5-80, 2 figg., 20 tavv.*

II - PETRUCCI F., 1972 - Il bacino del Torrente Cinghio (Prov. Parma). Studio sulla stabilità dei versanti e conservazione del suolo. *pp. 81-127, 37 figg., 6 carte tematiche.*

III - CERETTI E. & POLUZZI A., 1973 - Briozoi della biocalcarenite del Fosso di S. Spirito (Chieti, Abruzzi). *pp. 129-169, 18 figg., 2 tavv.*

VOLUME XXI.

I - PINNA G., 1974 - I crostacei della fauna triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). *pp. 5-34, 16 figg., 16 tavv.*

II - POLUZZI A., 1975 - I Briozoi Cheilostomi del Pliocene della Val d'Arda (Piacenza, Italia). *pp. 35-78, 6 figg., 5 tavv.*

III - BRAMBILLA G., 1976 - I Molluschi pliocenici di Villalvernia (Alessandria). I. Lamellibranchi. *pp. 79-128, 4 figg., 10 tavv.*

VOLUME XXII.

I - CORNAGGIA CASTIGLIONI O. & CALEGARI G., 1978 - Corpus delle pintaderas preistoriche italiane. Problematica, schede, iconografia. *pp. 5-30, 6 figg., 13 tavv.*

II - PINNA G., 1979 - Osteologia dello scheletro di *Kritosaurus notabilis* (Lambe, 1914) del Museo Civico di Storia Naturale di Milano (*Ornithischia Hadrosauridae*). *pp. 31-56, 3 figg., 9 tavv.*

III - BIANCOTTI A., 1981 - Geomorfologia dell'Alta Langa (Piemonte meridionale). *pp. 57-104, 28 figg., 12 tabb., 1 carta f.t.*

VOLUME XXIII.

I - GIACOBINI G., CALEGARI G. & PINNA G., 1982 - I resti umani fossili della zona di Arena Po (Pavia). Descrizione e problematica di una serie di reperti di probabile età paleolitica. *pp. 5-44, 4 figg., 16 tavv.*

II - POLUZZI A., 1982 - I Radiolari quaternari di un ambiente idrotermale del Mar Tirreno. *pp. 45-72, 3 figg., 1 tab., 13 tavv.*

III - ROSSI F., 1984 - Ammoniti del Kimmeridgiano superiore-Berriasiano inferiore del Passo del Furlo (Appennino Umbro-Marchigiano). *pp. 73-138, 9 figg., 2 tabb., 8 tavv.*

Le Memorie sono disponibili presso la Segreteria della Società Italiana di Scienze Naturali, Milano, Palazzo del Museo Civico di Storia Naturale (Corso Venezia 55)

ISSN, 0376-2726

MEMORIE DELLA SOCIETÀ ITALIANA DI SCIENZE NATURALI

E DEL

MUSEO CIVICO DI STORIA NATURALE DI MILANO

Volume XXIV - Fasc. II

STEFANIA NOSOTTI e GIOVANNI PINNA

STORIA DELLE RICERCHE E DEGLI STUDI SUI RETTILI PLACODONTI

PARTE PRIMA 1830-1902

con 24 figure e 12 tavole fuori testo

Sezione di Paleontologia del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

MILANO

Febbraio 1989

Elenco delle Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

ISSN, 0376-2726

MEMORIE DELLA SOCIETÀ ITALIANA DI SCIENZE NATURALI
E DEL
MUSEO CIVICO DI STORIA NATURALE DI MILANO

Volume XXIV - Fasc. II

STEFANIA NOSOTTI e GIOVANNI PINNA

STORIA DELLE RICERCHE E DEGLI STUDI SUI RETTILI PLACODONTI

PARTE PRIMA 1830-1902

con 24 figure e 12 tavole fuori testo

Sezione di Paleontologia del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

MILANO
Febbraio 1989

STEFANIA NOSOTTI e GIOVANNI PINNA

Storia delle ricerche e degli studi sui rettili placodonti

PARTE PRIMA 1830-1902

Riassunto. – Il presente lavoro consiste in una rassegna critica degli studi effettuati sui rettili placodonti a partire dalla loro scoperta, resa nota nel 1830 dal conte Georg Münster. La rassegna, corredata dalle figure pubblicate dai diversi autori e dall'illustrazione dei materiali originali, si ferma al 1902. A quest'epoca risale il primo ritrovamento di un placodonte corazzato, *Placochelys placodonta*, con buona parte dello scheletro post-craniale conservato. Tale ritrovamento aprirà un nuovo capitolo degli studi su questi animali.

Abstract. – Historical review of the researches and studies about Reptilia Placodontia.

This paper concerns the critical review of the studies about Reptilia Placodontia carried out since their discovery, reported by Georg Münster in 1830. The review, including the plates published by the authors and the pictures of the original specimens, ends in 1902. To this time is dated the first discovery of an armoured placodont, *Placochelys placodonta*, having the most of its post-cranial skeleton preserved. This discovery will start a further stage in the studies of these animals.

Fig. 1. – Il conte Georg Münster, scopritore dei placodonti.

LA SCOPERTA DEI PLACODONTI

La prima segnalazione dell'esistenza, nei terreni del periodo triassico, degli organismi che avrebbero dato forma molti anni più tardi all'ordine Placodontia, fu effettuata nel 1830 dal conte Georg Münster ([1]) di Bayreuth. In quell'anno, in due brevi pagine, Münster diede notizia dell'esistenza nel Muschelkalk di Bayreuth di alcuni pesci fossili di dimensioni particolarmente grandi, dotati di denti *neri e lisci come ebano lucidato,* e figurò in una tavola due crani visti in norma palatina, completi dei denti, attribuibili presumibilmente a due specie diverse (Nro. I e Nro. II), e 5 denti isolati che egli riferì ad una terza specie (Nro. III). Era questa la prima volta, a detta dello stesso Münster, che egli veniva in possesso di crani quasi completi di questi animali, la cui esistenza era testimoniata, da oltre 15 anni, dal rinvenimento di denti isolati.

Assieme ai due crani quasi completi e ai denti isolati provenienti dal Muschelkalk di Bayreuth, Münster citò due denti isolati, rinvenuti nel Muschelkalk della Turingia, uno dei quali egli aveva visto *nella collezione di minerali del Consigliere di Corte Andrê a Stoccarda,* ed una mascella inferiore del Muschelkalk di Laineck ([2]) *con tre grandi denti neri, che si adatta abbastanza esattamente al grande cranio di cui al N. I ho illustrato il vomere.*

Delle tre specie illustrate Münster non diede in tale pubblicazione alcuna descrizione, né attribuì ad esse alcun nome. Egli si limitò a rilevare che la dentatura degli esemplari da lui figurati presentava notevoli analogie con la dentatura di alcuni pesci fossili e attuali.

([1]) Il conte Georg Münster (1776-1844), originario di Hannover, visse tutta la sua vita a Bayreuth, ricoprendo la carica di ciambellano dello Stato di Baviera.
Si occupò dello studio di molti gruppi di organismi fossili di varie età, fra cui molluschi, pesci, rettili, insetti del giacimento di Solnhofen e della fauna di San Cassiano, che pubblicò nel 1841 in una monografia dal titolo *Beiträge zur Petrefaktenkunde.* Fra il 1826 e il 1844 pubblicò con Georg August Goldfuss l'opera *Petrefacta Germaniae,* una serie di tavole.
Le sue ampie collezioni passarono, alla sua morte, a Monaco ove costituirono il nucleo centrale delle collezioni di stato bavaresi.

([2]) Laineck è una località situata ad est di Bayreuth, fra Bayreuth e Weidenberg. Essa è citata talvolta anche come Leineck o come Leinecker Berge. Tale località non si trova dunque nei pressi di Bamberg, come erroneamente riportato da alcuni autori. A tale proposito Meyer osserva (1863) *... Questi importanti fossili provengono tutti dalle montagne presso Leineck e Bindloch (Leinecker und Bindlocher Berges), presso Bayreuth. È il Muschelkalk di Bayreuth e non il Muschelkalk di Bamberg, come Agassiz indica nel suo lavoro sui pesci fossili, cosa che gli è stata fatta notare anche dagli studiosi tedeschi ...*
Nel nostro lavoro tale località è stata riportata di volta in volta secondo la grafia originale usata dagli autori.

I PRIMI STUDI SUI PLACODONTI

La denominazione sistematica di tali organismi fu effettuata tre anni più tardi da Louis Agassiz ([3]), allora intento alla stesura della sua grande opera sui pesci fossili che si basava su tutte le maggiori raccolte di pesci fossili esistenti a quel tempo.

Nella prima parte del primo tomo di quest'opera, pubblicato nel 1833, Agassiz coniò per i pesci triassici segnalati da Münster il nome generico di *Placodus,* sulla base del carattere più evidente, costituito dalla presenza di denti a forma di placca.

Il genere *Placodus,* caratterizzato da *denti poligonali, a angolo arrotondato, la cui superficie è appiattita e interamente liscia,* venne inserito da Agassiz nell'ordine dei ganoidi, famiglia picnodonti, induttivamente, sulla base della sola dentatura

poiché io non ho mai visto le scaglie di alcun pesce di questo genere.

Al genere egli attribuì le specie *Placodus impressus* del Trias inferiore (Grès bigarré) di Deux Ponts, con denti portanti un infossamento centrale, e la specie *Placodus gigas* del Muschelkalk di Bayreuth a denti con superficie piana, basata sull'esemplare figurato al Nro. I della tavola di Münster.

([3]) Louis Jean Rudolph Agassiz (1807-1873), originario del cantone svizzero di Waadt, studiò a Losanna, a Zurigo, a Heidelberg e a Monaco. Nel 1832 divenne professore all'Accademia di Neuchâtel, nel 1834 ricevette a Londra, dalla Geological Society, la Wollaston Medal.
Nel 1846 si recò negli stati Uniti, ove nel 1847 divenne professore di zoologia e geologia all'Harvard College dell'Università di Cambridge (Mass.). Qui fondò il celebre Museum of Comparative Zoology. Acerrimo antagonista delle idee darwiniane sull'evoluzione, è noto in campo paleontologico soprattutto per una monumentale monografia in 5 volumi sui pesci fossili, pubblicata fra il 1833 e il 1843, e realizzata dopo aver studiato praticamente tutte le collezioni pubbliche e private d'Europa.

Dopo il lavoro di Agassiz, il nuovo genere *Placodus* fu ampiamente accettato come rappresentante dei pesci ganoidi della famiglia dei picnodonti.

Nel 1833 Münster inserì nel catalogo del Museo di Bayreuth due specie del genere *Placodus*, ambedue attribuite ad Agassiz: il *Placodus gigas* istituito dal paleontologo di Neuchâtel nello stesso anno sull'esemplare I di Münster, e il *Placodus münsteri* che Agassiz non aveva invece inserito nel breve elenco del 1833 e la cui prima figurazione apparve solo nell'aprile del 1839 (tav. 71, figg. 1, 2), specie cui doveva essere poi attribuito l'esemplare II di Münster ([4]).

Il genere *Placodus* fu classificato fra i pesci picnodonti anche da C. F. W. Braun nel 1836, in occasione di una nota relativa a una porzione di mandibola rinvenuta nel Muschelkalk di Bayreuth, e nel 1835 da Bronn ([5]) in occasione della stesura della *Lethaea Geognostica*. In questo lavoro Bronn figurò l'esemplare Nro. I di Münster (tav. 13, fig. 13) e ammise (pag. 186) l'esistenza di tre specie diverse: *Placodus impressus* del Buntsandsteine di Zweibrüchens (Deux Ponts), *Placodus gigas* del Muschelkalk di Bayreuth e di Bamberg, ed una terza specie (più tardi chiamata *Placodus andriani*) del Muschelkalk di Laineck presso Bamberg.

Nel 1839 Georg Münster descrisse e figurò (pag. 119, tav. 15, fig. 1) un cranio relativamente completo, del tutto differente per forma e dentatura dai tipi fino allora conosciuti, e 6 denti isolati, tutti provenienti dal Muschelkalk di Laineck, che attribuì ad una nuova specie cui dette il nome di *Placodus rostratus* e che considerò ancora come rappresentante dei ganoidi picnodonti.

In questa occasione Münster mise in evidenza da un lato le analogie esistenti fra il nuovo *Placodus rostratus* e il *Placodus münsteri*, dall'altro le differenze notevoli con il *Placodus gigas*.

I denti palatini di tutte e tre le specie finora note di Placodus del Muschelkalk — egli scrisse (pagg. 120-121) — *hanno nel mezzo 6 denti più grandi, questi in Placodus Gigas sono molto grandi, hanno angoli arrotondati e ricoprono quasi interamente il palato; in Placodus Münsteri e in Placodus rostratus solo i due denti posteriori sono molto grandi e hanno forma ellittica arrotondata, i 4 denti anteriori sono grandi solo un quarto e sono quasi circolari. In Pl. rostratus essi distano fra loro, più che in Pl. Münsteri. Ancor maggiore è la differenza negli altri denti. Placodus Gigas possiede su ciascun lato della mascella superiore 4 molari molto arrotondati, che iniziano sul fianco del dente palatino posteriore e terminano in corrispondenza dell'anteriore; anteriormente la mascella superiore si prolunga e al suo apice mostra 6 alveoli dentali, nei quali dovevano essere inseriti 4 incisivi e 2 canini che dovevano avere una radice molto lunga. Di Placodus Münsteri abbiamo un solo cranio incompleto, molto danneggiato all'estremità anteriore; ai lati di questo sono visibili solo 3 denti che cominciano ai lati del dente palatino mediano e proseguono molto più avanti dell'anteriore. I molari posteriori sono grandi come i palatini anteriori e, procedendo anteriormente, diminuiscono di grandezza. In Pl. rostratus vi sono da ciascun lato 4 piccolissimi molari rotondi, che non iniziano in corrispondenza del primo dente palatino, ma un poco più avanti, la mascella si prolunga in un lungo apice arrotondato sul quale si trovano gli altri molari. I più anteriori di questi molari sono i più vicini al margine dei posteriori. Del tutto in avanti sono presenti piccole fossette nella mascella, come se qui fossero alloggiati piccoli incisivi* ([6]).

Nell'aprile dello stesso anno (1839) furono pubblicate le tavole 70 e 71 della monografia di Agassiz sui pesci fossili dedicate al genere *Placodus*. In esse erano figurate 5 specie:

Placodus impressus Ag. (tav. 70, figg. 1-7) rappresentato da 6 denti isolati provenienti dal Grés bigarré di Deux Ponts.

Placodus andriani Münst. (tav. 70, figg. 8-13) rappresentato da 5 *incisivi* isolati (figg. 9-13) già figurati da Münster nel 1830, e da un cranio quasi completo in norma palatina (fig. 8), probabilmente quello già figurato da Braun nel 1836.

([4]) È probabile che la specie *Placodus münsteri*, basata su un esemplare della collezione Münster, fosse stata istituita *in schedis* da Agassiz e riportata da Münster nel catalogo del museo di Bayreuth, prima della sua prima figurazione e descrizione da parte di Agassiz.

([5]) Heinrich Georg Bronn (1800-1862), nativo di Ziegelhausen presso Heidelberg, operò tutta la vita presso la celebre Università di questa città, prima come studente, poi dal 1828 come professore di Zoologia.
L'ampia produzione scientifica, fra cui spicca l'opera *Lethaea Geognostica* in tre volumi, pubblicata fra il 1834 e il 1837, fece di Bronn il più noto e apprezzato paleontologo tedesco della prima metà del secolo scorso.

([6]) Viene riportato (vedi per es. O. Kuhn, Fossilium Catalogus, pars 62, 1933, pag. 9) che Münster descrisse alla pagina 119 di questo lavoro la specie *Placodus andriani*. Alla pagina suddetta non abbiamo rinvenuto alcuna nota relativa a questa specie, né nella prima edizione del 1839, né nella successiva edizione del 1843.

FIGURA 2

G. MÜNSTER - Beiträge zur Petrefactenkunde. Bayreuth 1839. Tavola 15 con la figurazione di *Cyamodus rostratus*, figg. 1a, 1b.

FIGURA 3

L. Agassiz - Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833-1843. Tavola 70 (1839): figg. 1-7 *Placodus impressus* Ag., figg. 8-13 *Placodus andriani* Münst., figg. 14-21 *Placodus gigas* Ag.

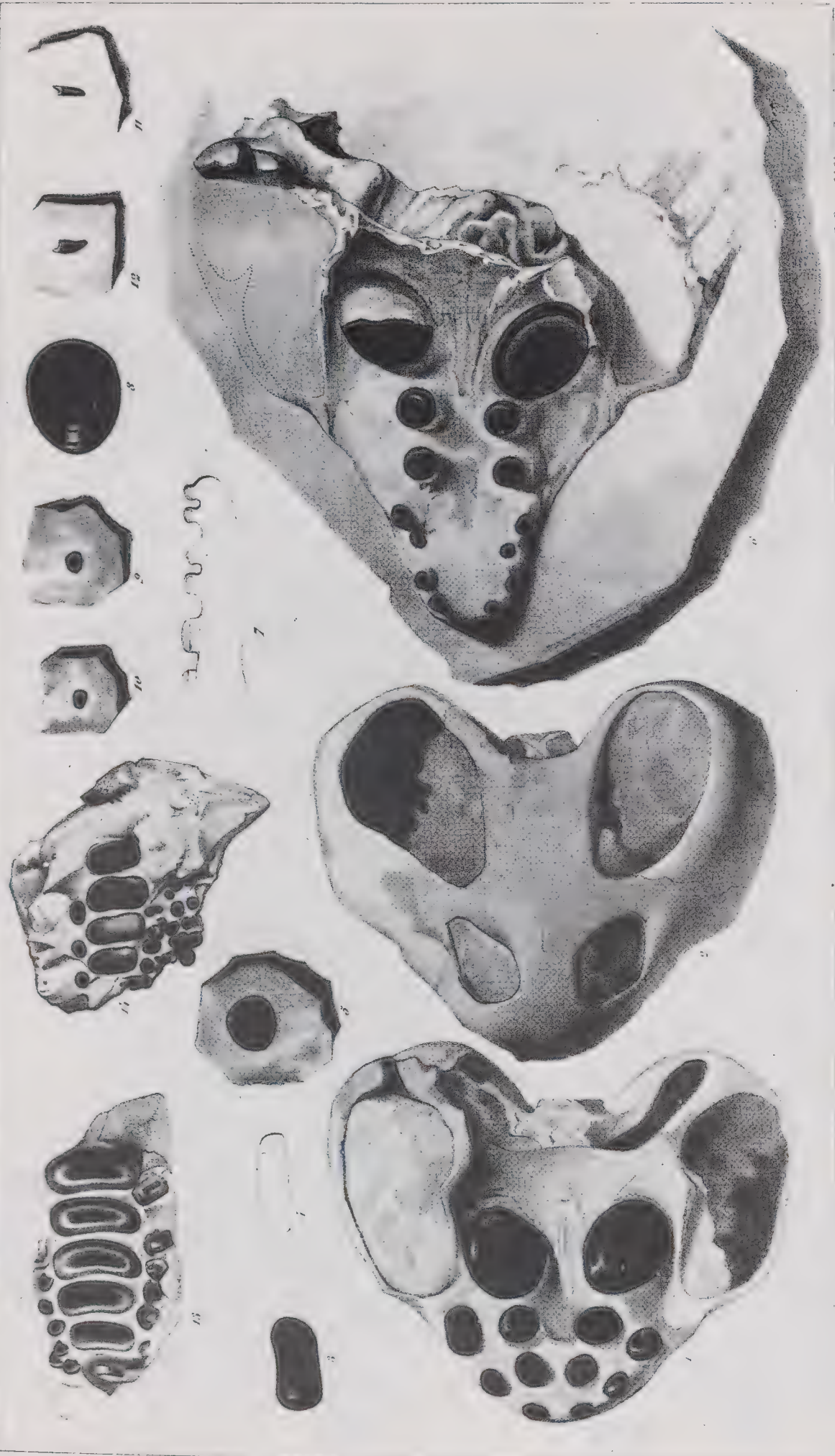



FIGURA 4

L. AGASSIZ - Rechérches sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833-1843. Tavola 71 (1839): figg. 1-5 *Placodus münsteri* Ag., figg. 6-12 *Placodus rostratus* Münst., fig. 13 *Pycnodus gigas* Ag., fig. 14 *Pycnodus nicoleti* Ag.

Placodus gigas Ag. (tav. 70, figg. 14-21) rappresentato da un cranio incompleto in norma palatina già figurato da Münster nel 1830 (suo esemplare I) (fig. 14), da un ramo mandibolare destro incompleto (figg. 15, 16) (probabilmente quello citato nel lavoro di Münster del 1830) e alcuni *incisivi* isolati (figg. 17-21).

Placodus münsteri Ag. (tav. 71, figg. 1-5) rappresentato da un cranio pressocchè completo e visibile in norma dorsale e in norma palatina (figg. 1, 2) e da due (?) denti isolati (figg. 3-5).

Placodus rostratus Münst. (tav. 71, figg. 6-12) rappresentato da un cranio incompleto in norma palatina e in norma laterale (figg. 6, 7) e da 5 denti isolati (figg. 8-11), già figurati nello stesso anno da Münster.

A parte il *Placodus impressus*, i cui resti provenivano da terreni più antichi, tutte le altre specie figurate da Agassiz, più tre *Placodus* indeterminati, furono elencate da Braun nel 1840 come provenienti dal Muschelkalk della regione di Bayreuth. Anche in questa occasione il genere *Placodus* fu ritenuto un pesce picnodonte.

La curiosa dentatura dei rappresentanti del genere *Placodus* non poteva passare inosservata a Richard Owen ([7]), intento alla stesura della *Odontography*. Nel 1840 questi diede così, nella sezione dell'opera dedicata ai denti dei picnodonti, un breve sommario della dentatura di *Placodus*, desunto dagli scritti di Münster, di Agassiz e di Bronn, riportando (tav. 30, figg. 2-4) la figura del cranio di *Placodus andriani* data da Agassiz alla sua tav. 70, fig. 8, il ramo mandibolare e un dente isolato di *Placodus gigas* delle figg. 15 e 21 della stessa tavola.

Non avendo allora l'opportunità di esaminare alcun esemplare originale di questo singolare animale estinto – scrisse Owen (1859 pag. 170) – *ho adottato l'opinione corrente sulla sua natura, dall'affermazione di Agassiz secondo cui i denti assomigliavano nella struttura microscopica a quelli degli altri generi di picnodonti.*

La nota di Owen sulla dentatura del genere *Placodus* è assai breve, nondimeno contiene la prima interpretazione funzionale. Per la prima volta si parla infatti per il *Placodus* di una alimentazione a molluschi e a crostacei, e si ipotizza l'azione triturante dei denti palatini e l'azione di prelievo del cibo dei denti premascellari.

I denti dei pesci estinti del genere Placodus – scrive Owen (pagg. 73-74) – *presentano proporzioni inverse rispetto a quelle di Microdon, e qui raggiungono il loro massimo sviluppo nella famiglia dei Picnodonti. La tavola 30, fig. 2 mostra gli alveoli dei denti intermascellari prensili, e i denti molari dello stesso osso del* Placodus Andriani *in situ. I denti anteriori prensili erano disposti in due file trasversali, sei su ciascuna fila. Gli anteriori erano i più grandi, e avevano una singolare forma cilindrica allungata, con una corona conica ottusa, lievemente ricurva (fig. 3). In* Placodus gigas *la corona degli incisivi è più espansa e più bruscamente piegata. Questi denti, come i denti anteriori divergenti del «wolf-fish», devono essere serviti per afferrare grandi* Testacea *o* Crustacea, *la cui frantumazione e triturazione era poi completata dalle placche dentarie posteriori. Queste sono disposte su 4 file, delle quali le due esterne consistono ciascuna di quattro denti subcircolari più piccoli; le due file interne consistono ciascuna di tre grandi placche dentarie tetragonali con angoli arrotondati, e superficie superiore appiattita e liscia. Nella mascella inferiore tre placche dentarie analoghe su ciascun osso premandibolare sembrano opporsi ai denti molari superiori. La vista laterale di questi denti (tav. 30, fig. 4) mostra la loro elevazione sopra la mascella. Sul vomere, una fila mediana di denti allungati trasversalmente è limitata ai margini da denti subcircolari più piccoli, come negli altri Picnodonti.*

Alcuni anni dopo la pubblicazione della *Odontography*, nel 1843, venne pubblicata da Agassiz la descrizione dei *Placodus* illustrati nelle tavole 70 e 71 della monografia sui pesci fossili.

La dettagliata analisi di questi fossili venne condotta in massima parte sugli esemplari della collezione del conte Münster, da questi già descritti nel 1839, e in parte minore sui *Placodus* della collezione del distretto di Bamberg, della collezione C. F. W., Braun a Bayreuth e della collezione A. Braun a Carlsruhe. Agassiz prese in considerazione tutti gli esemplari di *Placodus* noti a quel tempo, che attribuì alle cinque specie già apparse nelle sue ta-

---

([7]) Sir Richard Owen (1804-1892), fu il più celebre paleontologo inglese del secolo scorso, acerrimo nemico delle idee evoluzioniste darwiniane. Nacque a Lancaster, studiò a Edinburgo e a Londra, entrando come assistente nel 1828 al College of Surgeons di Londra, ove divenne professore di anatomia comparata nel 1834. Nel 1838 gli fu assegnata la Wollaston Medal. Nel 1856 accettò la carica di direttore del British Museum e nel 1857 divenne presidente della British Association for the Advancement of Science. Quando nel 1881 le collezioni naturalistiche del British furono trasportate a South Kensington divenne direttore di questo dipartimento.

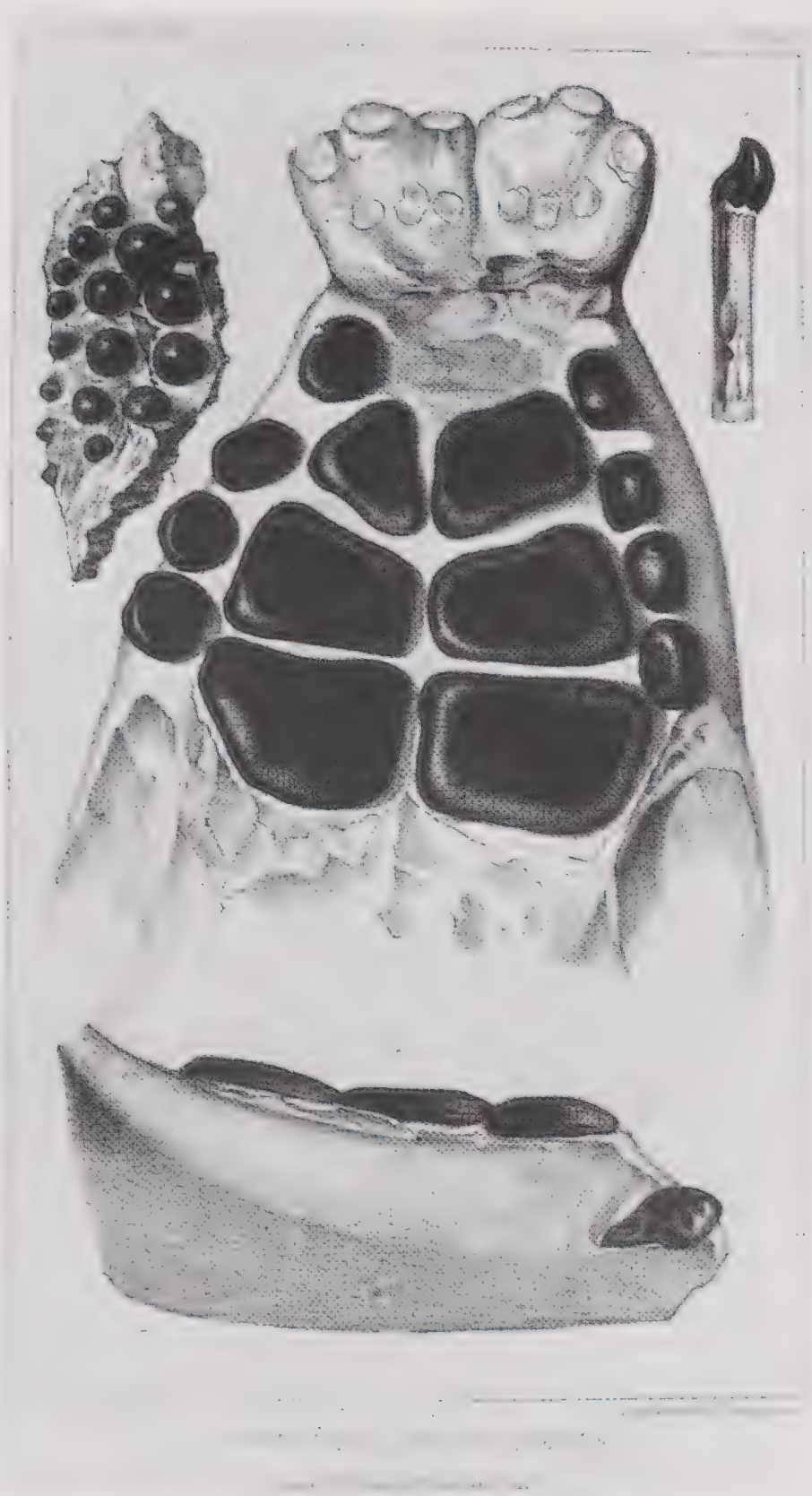



FIGURA 5

R. OWEN - Odontography, Londra 1840-45. Tav. 30 (1841): fig. 1 *Lepidotus*, figg. 2-4 *Placodus*.

vole. Egli fornì finalmente la descrizione delle specie da lui istituite, *Placodus gigas, Placodus münsteri* e *Placodus impressus* e discusse nuovamente le due specie attribuite a Münster (1839), *Placodus andriani* e *Placodus rostratus.*

I *Placodus* vennero ancora assegnati alla famiglia dei picnodonti, seppure con qualche dubbio, relativo alla posizione sistematica all'interno di tale famiglia:

Il posto che assegno a questo genere nella famiglia dei Picnodonti – scrive Agassiz (pag. 217) – *deve essere considerato in certo qual modo come provvisorio, visto che, non conoscendone per nulla lo scheletro, non possiamo sapere se esso ha la stessa struttura complicata che abbiamo descrittto nei generi* Pycnodus *e* Microdon. *Anche la sua dentatura, anche se costruita sullo stesso piano generale, presenta delle variazioni notevoli nella forma esterna; ma d'altro canto la struttura microscopica dei denti è la stessa che negli altri generi, in modo che non credo di sbagliarmi nel porre questo genere ai confini della famiglia Picnodonti.*

Le affinità fra *Placodus* e picnodonti sono chiare per Agassiz a livello della dentatura:

come nel genere Pycnodus – egli scrive (pag. 217-218) – *noi abbiamo qui due tipi di denti, denti molari a corona larga e piatta che tappezzano il fondo delle fauci e denti incisivi destinati a trattenere o a afferrare una preda.*

La singolarità della dentatura dei *Placodus* è tuttavia tale che è difficile non considerare questi animali come tipi del tutto particolari e

poichè non li si è trovati fino ad oggi che nelle formazioni triassiche, si può, fino a un certo punto, considerarli come i rappresentanti e i precursori dei veri Pycnodus, che (. . . . .) appaiono per la prima volta nelle formazioni giurassiche.

Nonostante l'attribuzione sistematica del tutto errata, la descrizione di Agassiz costituì un contributo notevole alla conoscenza dei placodonti. Con la descrizione di cinque diverse entità specifiche (che appaiono anche nella tavola sinottica della famiglia picnodonti pubblicata nel 1843), egli mise in luce l'ampiezza di questo gruppo di organismi; attraverso una dettagliata comparazione dimostrò la grande variabilità esistente all'interno del gruppo e suggerì la possibilità di distinguere due tipi generici differenti, corrispondenti, l'uno al *Placodus gigas* e al *Placodus andriani,* l'altro alle specie a muso corto e cranio allargato, *Placodus münsteri* e *Placodus rostratus.* Questi gruppi saranno più tardi identificati nei generi *Placodus* e *Cyamodus.*

Le differenze esistenti fra le varie specie di ciascun gruppo furono indicate chiaramente da Agassiz: il *Placodus andriani,* sebbene a prima vista identico a *Placodus gigas* per la disposizione dei denti, per la forma generale del cranio e della mascella, si differenziava da questo per Agassiz, come per Münster, per il cranio più allungato, i denti più piccoli, gli incisivi più gracili, i molari posteriori più larghi e meno alti, per il rostro molto prominente. *Placodus münsteri* e *Placodus rostratus* possedevano analoghi contorni del cranio, ma mostravano notevoli differenze nella dentatura. Il *Placodus impressus,* infine, era nettamente distinguibile dalle altre specie, seppure fosse noto solo per i denti, per possedere in questi

una sorta di solco longitudinale che si vede in mezzo alla corona.

Negli anni immediatamente successivi alla descrizione di Agassiz le collezioni paleontologiche tedesche si arricchirono di nuovi esemplari, provenienti da nuove località. Questi esemplari, per lo più denti isolati o frammenti di crani, non erano tuttavia tali da permettere di ampliare le conoscenze su questo gruppo di organismi.

Così, nulla di nuovo aggiunse a quanto già si conosceva la descrizione da parte di Strombeck (1849) di una mandibola di *Placodus andriani* rinvenuta nelle

brecce che si trovano a nord est di Gipsofen presso Gebhardshagen, completa di sei molari su due file e nel cui prolungamento anteriore si trovano gli alveoli per una serie di incisivi,

e di denti isolati di *Placodus gigas* trovati presso Erkerode.

Neppure Hermann von Meyer ([8]), descrivendo alcuni nuovi ritrovamenti, aggiunse gran che a quanto era già noto, anche se avrebbe dovuto accorgersi di aver fatto una importante osservazione ai fini della

---

([8]) Christian Erich Hermann von Meyer (1801-1869) nacque a Francoforte sul Meno, studiò alle università di Heidelberg e di Monaco, dedicandosi soprattutto alla paleontologia, ed in particolare agli studi sui vertebrati fossili sui quali scrisse numerosi importanti lavori. Famose sono le sue pubblicazioni sui labirintodonti, sugli pterosauri, sui rettili giurassici di Solnhofen, sui rettili del Muschelkalk e lo studio sui placodonti che verrà discusso nelle prossime pagine.

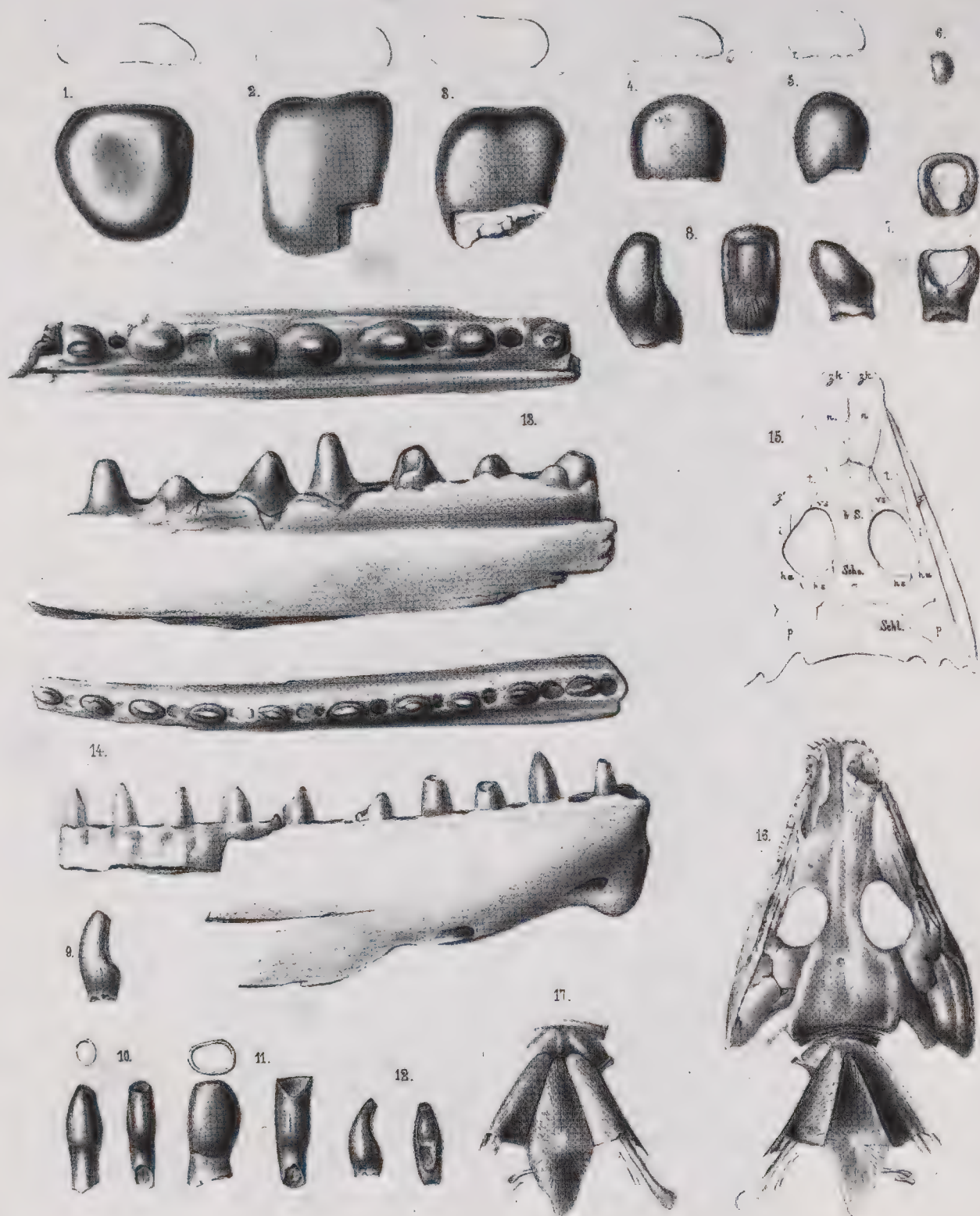



FIGURA 6

Denti di *Placodus* del Muschelkalk superiore di Zwetzen illustrati da Meyer nel 1849 (figg. 1-12). Da H. Meyer - Fossile Fische aus dem Muschelkalk von Jena, Querfurt und Esperstädt. Palaeontographica, vol. 1, Cassel 1849.

FIGURA 7

Denti di *Placodus* del Muschelkalk della Slesia superiore illustrati da Meyer nel 1849 (figg. 51-54). Da H. Meyer - Fische, Crustaceen, Echinodermen und andere Versteinerungen aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. Palaeontographica, vol. 1. Cassel 1849.

posizione sistematica dei placodonti. Nel 1849 infatti, sulla base di 12 denti isolati rinvenuti nel calcare a *Terebratula vulgaris* (Muschelkalk superiore) di Zwetzen (Jena), illustrò la modificazione prensile della corona dei denti anteriori di *Placodus gigas* e soprattutto menzionò la presenza di una sostanza simile a smalto ricoprente la corona dei denti, ma

nessun sospetto – scrisse di lui Owen nel 1859 (pag. 170) – *sembra aver attraversato la mente di questo acuto e infaticabile paleontologo su un possibile errore nell'ascrivere il* Placodus *ai pesci della famiglia dei Picnodonti.*

Sempre Meyer, nello stesso anno e nel medesimo primo volume della *Palaeontographica* (di cui era editore), figurò altri quattro nuovi denti isolati, dei quali non azzardò una classificazione specifica, provenienti dagli strati più alti del Muschelkalk di quattro differenti località della Slesia superiore.

I PLACODONTI SONO RETTILI

L'esemplare illustrato da Münster nel 1839, completo di archi zigomatici e privo della fila centrale di denti, e le osservazioni contenute nel lavoro di Meyer del 1849, avrebbero dovuto far comprendere, stando a quanto scrisse più tardi Owen, che il genere *Placodus* era ben difficilmente classificabile fra i pesci.

Il riconoscimento della natura rettiliana di questi animali venne tuttavia solo alcuni anni più tardi, quando Owen pubblicò nel 1859 i risultati di un'analisi da lui effettuata su alcuni esemplari giunti in suo possesso a Londra.

Nel mese di ottobre del 1857 una serie di fossili triassici tedeschi fu acquistata dal British Museum; fra questi fossili vi erano alcuni esemplari di *Placodus* provenienti dal Muschelkalk di Bayreuth. Uno in particolare era certamente il cranio di *Placodus* più completo fra quelli fino ad allora noti: era simile al tipo di *Placodus rostratus* figurato da Münster nel 1839, ma contrariamente a questo era per buona parte libero dalla matrice rocciosa e visibile perciò sia in norma palatina, sia in norma dorsale. Su tale cranio erano ben riconoscibili le narici esterne, così ben definite da permettere di stabilire che il genere doveva appartenere ad un vertebrato a respirazione aerea. Dietro le narici erano chiaramente visibili le orbite e, dietro a queste, un'ampia finestra temporale circondata esternamente da un arco osseo continuo dal postfrontale allo squamoso, sotto il quale vi era il vero arco zigomatico formato dallo jugale e dallo squamoso. Sulla faccia inferiore di tale cranio Owen notò che la superficie articolare per la mandibola era conformata in modo da non essere comparabile con quella di alcun pesce vivente o fossile, che il palato osseo mancava dei denti mediani del vomere, esattamente come nell'esemplare di *Placodus rostratus* figurato da Münster.

La somma dei caratteri presentati dal cranio, – fu la conclusione di Owen (pag. 171) – *e cioè le narici divise da un processo ascendente del premascellare e circondate da quell'osso, dai mascellari e dai nasali; le dimensioni, la forma, e i margini delle orbite; l'ampiezza delle fosse temporali, con i loro doppi archi zigomatici esterni completi; la forma dell'osso timpanico singolo, e la struttura del palato osseo, non lasciano esitazioni nel riferire il genere* Placodus *alla classe Reptilia, e all'interno di questa le maggiori affinità si hanno con l'ordine dei lacertili, e più in particolare con quelle modificazioni esemplificate dal genere estinto* Simosaurus *del Muschelkalk.*

Il ritrovamento di nuovi esemplari, rispetto ai pochi conosciuti da Agassiz, e la scoperta di nuove specie, portarono Owen a ridefinire le caratteristiche del genere con particolare riguardo alla dentatura, che costituiva ancora, in mancanza di altre parti dello scheletro ad eccezione del cranio, il più macroscopico segno distintivo del gruppo.

Sul grande cranio per buona parte completo, mostrante i netti caratteri rettiliani, Owen istituì la nuova specie *Placodus laticeps,* affine per forma, proporzione e disposizione dei denti al *Placodus rostratus,* ma separata per alcune differenze nella dentatura. Mentre il *Placodus laticeps* possedeva su ciascun lato del cranio due denti premascellari, tre mascellari e due palatini, dei quali l'uno impostato sul palatino, l'altro sullo pterigoideo, e il primo si trovava in linea con l'ultimo mascellare, il *Placodus rostratus* possedeva, secondo Owen, due premascellari, due mascellari e tre palatini, il primo dei quali era ben arretrato rispetto all'ultimo mascellare.

La differenza fra forme a due denti palatini e forme a tre palatini avrebbe potuto portare, secondo Owen, a stabilire una diversità generica se il *Placodus rostratus* non avesse mostrato una condizione transizionale fra le specie più estreme: *Placodus andriani* e *Placodus laticeps.*

Il principale carattere distintivo di Placodus laticeps – scrisse ancora Owen (pagg. 173-174) – *è la grande dimensione della fossa temporale e l'ampia apertura degli archi zigomatici... L'ampiezza del*

FIGURA 8

R. Owen - Description of the Skull and Teeth of the Placodus laticeps ecc. Phil. Trans. R. Soc. London, vol. 148. Londra 1859. Tavola 9: figg. 1-2 *Placodus laticeps* Owen, figg. 3-6 *Placodus bombidens* Owen.

FIGURA 9

R. OWEN - Description of the Skull and Teeth of the Placodus laticeps ecc. Phil. Trans. R. Soc. London, vol. 148. Londra 1859. Tavola 10: fig. 1 *Placodus laticeps* Owen, figg. 2-5 *Placodus gigas* Agassiz, figg. 6-7 *Placodus pachygnathus* Owen.

FIGURA 10

R. OWEN - Description of the Skull and Teeth of the Placodus laticeps ecc. Phil. Trans. R. Soc. London, vol. 148. Londra 1859. Tavola 11: figg. 1-3 *Placodus bathygnathus* Owen, fig. 4 *Placodus rostratus* Münster.

cranio in questa parte è pari, almeno, alla sua lunghezza, e dà una forma triangolare all'insieme, visto da sopra e da sotto. Il nome laticeps *è stato suggerito da questo carattere: ma esso avrebbe potuto essere applicato anche al* Placodus rostratus *e al* Pl. Münsteri. *In* Pl. Andriani *e in* Pl. gigas *la lunghezza del cranio supera sempre chiaramente la larghezza.*

Attraverso l'accurata analisi della forma e della struttura dei resti in suo possesso Owen giunse, non solo ad una sicura definizione rettiliana dei placodonti, ma anche ad una prima sistemazione di questi animali all'interno del gruppo stesso dei rettili. Egli fu infatti il primo a notare le grandi analogie esistenti nella struttura del cranio fra *Placodus* e alcune forme che sono attualmente riunite nell'ordine saurotterigi, il gruppo cui i placodonti sono stati per molto tempo avvicinati.

Nothosaurus, Simosaurus *e* Pistosaurus – egli scrisse (pagg. 176-177) – *presentano le stesse testimonianze di affinità lacertiliane nella separazione delle narici da parte di una proiezione mediana del premascellare all'indietro verso le nasali, la stessa dentatura tecodonte, e la stessa delimitazione delle orbite e delle fosse temporali che in* Placodus: *vi è anche una generale somiglianza familiare nell'aspetto superiore di queste aperture, accompagnata da una estrema depressione del cranio. Il muso, sebbene molto variabile in lunghezza in questi generi, presenta la stessa ottusità; e il margine alveolare delle mandibole la stessa dolce convessità verso l'esterno che osserviamo in* Placodus. *La particolare concordanza degli elementi degli archi zigomatici superiore e inferiore, e cioè del postfrontale e del malare (=jugale), che formano l'ampia parete ossea dietro l'orbita, si continua ancor più indietro in* Simosaurus. *In* Pistosaurus *il postfrontale, il malare e lo squamoso allungati sono uniti assieme in un profondo arco zigomatico, che ha il mastoideo e il timpanico come appoggio posteriore. La superficie articolare inferiore dell'osso timpanico presenta la stessa forma trocleare in* Pistosaurus, *in* Simosaurus *e in* Placodus.

Come dimostrano i risultati ottenuti, quella di Owen fu senza dubbio la prima vera analisi anatomica dettagliata eseguita sui placodonti: i denti furono sezionati, furono analizzate la loro forma e la loro struttura, fu effettuata una comparazione con la struttura dei denti dei picnodonti, fu studiato il meccanismo della loro apparizione e sostituzione.

La struttura dei denti di Placodus (pagg. 176-177), *come quella di* Nothosaurus *e di* Simosaurus, *è conforme al normale tipo crocodiliano o lacertiliano. La dentina è di tipo duro univascolare, e la corona del dente è coperta da uno strato moderatamente spesso e ben definito di vero smalto. Questo smalto, nel dente di nuova formazione, presenta numerose strie e rughe irregolari e ravvicinate, che si irradiano da un solco o da un avvallamento centrale posto alla sommità: i denti sono soggetti alla stessa successione e sostituzione dei Rettili in generale… Le differenze fra questa struttura della dentina e quella dei veri pesci picnodonti si vede nella dimensione relativamente più ampia e nella disposizione più serrata dei tubercoli della dentina di questi pesci, e nel fatto che detti tubuli sono apparentemente composti da un fascio di tubi più piccoli strettamente attorcigliati, a causa della direzione obliqua e del numero di ramificazioni inviate nella sostanza intertubulare. Le ramificazioni terminali in cui si risolvono i tubuli penetrano, nei picnodonti, la sostanza chiara che è analoga allo smalto, ma che è una continuazione leggermente modificata del tessuto intertubulare o fondamentale di tutto il dente. In* Placodus *lo strato di smalto è distinto come nel monitor o nel coccodrillo. È una sostanza molto densa e compatta, in cui una struttura di fibre, verticali rispetto alla superficie, è solo vagamente discernibile vicino alla dentina.*

Scartata dunque definitivamente una possibile relazione fra *Placodus* e picnodonti sulla base della struttura dei denti e delle ossa, Owen analizzò le ragioni della *così estrema e peculiare modificazione della forma dei denti,* giungendo alla conclusione, come già aveva accennato nella *Odontography,* che una tale dentatura, presente in pochi altri rettili, doveva essere messa in relazione con una dieta a base di organismi duri, quali molluschi e brachiopodi dotati di conchiglia, assai abbondanti negli strati in cui gli stessi placodonti venivano rinvenuti.

Owen riconobbe dunque l'adattamento acquatico e durofago dei placodonti, osservando (pag. 183):

L'evidente adattamento della dentatura di Placodus *a frantumare cibi molto duri, la sua stretta analogia con la dentatura di certi pesci che notoriamente si nutrono rompendo le conchiglie di buccino o di altri molluschi, e la caratteristica abbondanza di conchiglie fossili negli strati in cui si trovano i resti di* Placodus, *concorrono a farci credere che le specie appartenenti a questo genere fossero rettili di ambiente costiero, e probabilmente buoni nuotatori.*

La dieta durofaga veniva anche suggerita a Owen dalla particolare disposizione dei denti nella mandibola e nella mascella: la mascella di *Placodus* porta infatti due file di denti per parte, la mandibola una

sola fila. Ciascuna fila mandibolare di denti esercita perciò una pressione, durante la masticazione, su ambedue le file mascellari e in particolare in corrispondenza dello spazio che le separa. Di conseguenza la pressione esercitata dai denti mandibolari si applica tra due punti di resistenza rappresentati dai due denti corrispondenti della mascella in base allo stesso principio secondo cui rompiamo un bastone sul ginocchio; con la differenza però che, in questo caso, il fulcro si trova nel mezzo, e la potenza viene applicata dalle mani alle due estremità. È ovvio, dice Owen, che una porzione di conchiglia compressa tra due superfici piane contrapposte può resistere al morso più potente, mentre se sottoposta a pressione in punti alterni diviene più facilmente frantumabile.

Assieme al cranio su cui Owen istituì la specie *Placodus laticeps* erano presenti, fra il materiale acquistato dal British Museum, quattro porzioni incomplete di mandibole: su quella figurata alla tav. 10, figg. 6, 7 Owen istituì la specie *Placodus pachygnathus,* su quella figurata alla tav. 9, figg. 3-6 la specie *Placodus bombidens,* su quella di tav. 11, figg. 1-3 la specie *Placodus bathygnathus.*

Le motivazioni con cui Owen accompagnò l'istituzione di queste specie sono deboli e confuse. La specie *pachygnathus,* un frammento di mandibola confrontata con la mandibola di *Placodus gigas* figurata da Agassiz (tav. 70, figg. 15 e 16), si distingueva per Owen dalla specie di Agassiz per i denti poco più piccoli e di forma differente: in particolare il primo era più triangolare che quadrato, mentre il terzo ed il secondo erano all'incirca quadrati, contro la forma trapezoidale ed allargata trasversalmente dei denti corrispondenti di *Placodus gigas.* Inoltre, e da ciò derivò il nuovo nome specifico, i rami mandibolari di *pachygnathus* erano assai più spessi e massicci che nella mandibola di *Placodus gigas* di Agassiz.

La specie *bombidens,* istituita su un frammento di ramo mandibolare destro con gli ultimi tre denti in situ, si sarebbe differenziata da *Placodus gigas* per le minori dimensioni dei denti e per una netta convessità della corona del penultimo dente, sviluppata trasversalmente.

La specie *bathygnathus,* infine, istituita su una mandibola notevole per l'estensione del processo coronoide, doveva differire secondo Owen da *pachygnathus* per la forma della mandibola, e dalle altre specie per piccoli particolari della stessa.

L'inconsistenza delle tre specie è ben chiara, queste – a parere dello stesso Owen – avrebbero potuto tranquillamente essere attribuite tutte alla specie *Placodus andriani.*

Al di là dell'inconsistenza delle nuove specie, è indubbio che il lavoro di Owen costituì un notevole avanzamento nella conoscenza dei placodonti (o meglio del genere *Placodus,* non essendo ancora stato istituito ai suoi tempi il gruppo dei placodonti): in tale lavoro fu stabilita la natura rettiliana di *Placodus,* fu affermata una connessione con i notosauri che regge in parte ancora oggi, fu riaffermata l'esistenza di due gruppi di forme differenti, il gruppo facente capo al *Placodus gigas* e al *Placodus andriani,* e il gruppo facente capo al *Placodus rostratus* e al *Placodus münsteri* (gruppo cui egli attribuì anche il suo *Placodus laticeps*).

Naturalmente i resti riferibili al genere *Placodus* erano allora piuttosto scarsi: denti isolati, frammenti di mandibola, alcuni crani più o meno incompleti. Mancava ogni traccia delle ossa dello scheletro postcraniale. Era possibile perciò andare incontro a errate interpretazioni.

È rimarchevole – scrisse Owen a questo riguardo (pagg. 182-183) – *che, fino ad ora, non siano state trovate vertebre o altre ossa del tronco e degli arti così strettamente associate ai denti di* Placodus *da suggerire la loro appartenenza alla stessa specie. Generalmente, dopo il riconoscimento di un rettile sulla base di denti isolati, il passo successivo verso la sua ricostruzione si basa su vertebre isolate. I dodici o più ritrovamenti di* Placodus, *costituiti da ossa e da denti, sono tutte porzioni del cranio. È possibile che alcune delle vertebre modificate in modo singolare, provenienti dal Muschelkalk ed attribuite da Meyer al genere* Tanystropheus *e alla famiglia dei* Macrotracheliani, *appartengano al* Placodus (9); *la stessa cosa viene suggerita da alcune ossa di arti provenienti dal Muschelkalk, ossa che non possono essere assegnate ad altri generi conosciuti di Sauri. Sarò ampiamente ripagato se questa mia fatica che è stata dedicata alla rettificazione delle affinità del*

---

(9) Owen non fu l'unico a ritenere che le insolite vertebre di *Tanystropheus* del Muschelkalk tedesco potessero appartenere ai placodonti. Anche Zittel (1887) si domandò se tali vertebre stranamente allungate, trovate a Laineck negli stessi strati contenenti i placodonti, non appartenessero ad un qualche rappresentante di questo gruppo di rettili, e Fraas nel suo catalogo dei sauri triassici della Svevia (1896) inserì la specie *Tanystropheus conspicuus* fra i placodonti.

Il problema dell'attribuzione e della interpretazione delle vertebre di *Tanystropheus* fu risolto nel 1929 con il ritrovamento nel Triassico medio di Monte San Giorgio (Canton Ticino)di un esemplare nel quale vertebre e cranio erano conservate in connessione anatomica, un esemplare che risultò del tutto estraneo al gruppo dei placodonti (Peyer 1931, Kuhn-Schnyder 1974).

Placodus *a livello di classe, contribuisse ad accelerare l'acquisizione di fossili che facciano avanzare ulteriormente la conoscenza della sua struttura rettiliana.*

Le accuratissime descrizioni e l'enfatizzazione delle minute differenze esistenti fra i singoli denti operate da Owen, sfociate in una eccessiva frantumazione sistematica, erano il risultato del suo concetto strettamente tipologico della specie. Il risultato fu che le quattro specie, istituite su minime differenze morfologiche, furono ben presto ridotte a sinonimi di specie già in precedenza istituite: *Placodus laticeps* risultò sinonimo di *Placodus münsteri; Placodus bombidens* sinonimo di *Placodus andriani; Placodus pachygnathus* e *Placodus bathygnathus* sinonimi di *Placodus gigas.*

LO *PSEPHODERMA ALPINUM* E ALTRI RINVENIMENTI RETICI

Nel 1858, un anno prima che Owen rendesse nota nelle *Transactions* della Royal Society di Londra, la sua attribuzione dei placodonti ai rettili, Hermann von Meyer pubblicò, nel sesto volume della *Palaeontographica* [10], la descrizione di un insolito resto fossile, una corazza di 37,5 cm di lunghezza per 42,3 cm di larghezza, rinvenuta nel 1852 nel Dachsteinkalke retico della Winkelmaass Alpe presso Ruhpalding in Baviera.

Si trattava di una corazza veramente particolare, più larga che lunga, di forma generale ovale, dotata di margini laterali arrotondati ben netti, costituita da un insieme di placche ossee (osteodermi) esagonali piuttosto regolari, che sul dorso appiattito formavano due carene depresse e debolmente ricurve, e sui fianchi piegavano verso il basso a formare un margine laterale verticale e profondo.

Dobbiamo immaginare che l'attribuzione sistematica del nuovo esemplare non sia stata facile per Meyer, poichè doveva basarsi, in assenza di altre parti dello scheletro, solo sulla struttura, sulla forma e sulla disposizione delle placche dermiche. La corazza poteva in un primo momento far pensare ai cheloni, gli unici animali che possiedono attualmente una corazza dermica continua. La disposizione degli osteodermi e la forma generale del fossile di Ruhpalding escludevano tuttavia decisamente questa prima e più semplice ipotesi. I confronti affettuati con organismi dotati di placche dermiche, anche se non costituenti carazzature continue, quali i coccodrilli, i notosauri, i simosauri e gli stessi cheloni, condussero Meyer alla conclusione che il reperto in suo possesso, cui diede il nome di *Psephoderma alpinum,* doveva rappresentare un rettile di tipo del tutto nuovo.

Se si paragona questa notevole corazza — egli scrisse (pagg. 250-251) — *con le formazioni ossee dermiche conosciute, si riscontra una affinità solo con le ossa dermiche dei coccodrilli. Penso perciò che, se questa somiglianza non inganna, l'animale qui studiato appartenga ai sauri. Rispetto ai coccodrilli si riscontrano d'altra parte differenze nella forma generale della corazza, come pure nella forma e nella disposizione dei pezzi ossei ... Nella corazza fossile le piastre sono a contatto fra loro tramite suture così finemente denticolate da ricordare le suture craniche o quelle presenti nelle corazze delle tartarughe. Con le tartarughe non mi pare tuttavia di rilevare ulteriori affinità, sebbene si sia pensato all'inizio proprio a un fossile di tartaruga. Non si nota inoltre alcuna affinità con la corazza dermica dell'animale che ho chiamato Psephophorus polygonus (Jahrb. für Mineral, 1847, t. 579), proveniente dalle arenarie terziarie di Leytha, che ho ritenuto essere un Dasipodide* [11]*... Nella corazza dorsale di Sclerosaurus armatus da me trovata nel Buntsandstein di Baden (Jahrb. für Mineral., 1857. S. 136) i pezzi ossei si toccano completamente, ma anche qui non sotto forma di suture dentellate che assicurano una sicura coesione. Queste piastre sono prevalentemente formate in modo diverso da quelle del Dachsteinkalke, sono per lo più romboidali, e seguono maggiormente nel loro ordinamento la direzione delle coste, divenendo più piccole e più tonde man mano che si procede verso l'esterno. In questo caso non si ha quindi una corazza formata da singoli pezzi ben saldati tra loro. Nella disposizione sparsa delle fossette si potrebbero trovare alcune affinità. Lo stesso vale per le ossa dermiche che si presentano nella dolomite del Muschelkalk superiore di Hoheneck nel Würtemberg, insieme a Simosaurus, Nothosaurus, Zanclodon e Capitosaurus (Meyer, Saurier des Muschelkalkes, S. 93. t. 63. f. 5)* [12].

---

[10] Una descrizione di questa specie è contenuta anche in una lettera di Meyer a Bronn pubblicata nello stesso anno nel *Neues Jahrbuch für Mineralogie* (pagg. 647-50).

[11] *Psephophorus* Meyer, 1847 è un chelone terziario della famiglia *Dermochelyidae* e non ha nulla a che vedere con i *Dasypodidae,* famiglia di mammiferi *Edentata.*

[12] *Sclerosaurus* è un cotilosauro procolofonide, *Capitosaurus* è un anfibio stereospondilo del Trias superiore. Non abbiamo alcuna idea a quale animale si riferisca Meyer parlando di *Zanclodon.*

FIGURA 11

H. MEYER - Psephoderma alpinum aus dem Dachsteinkalke der Alpen. Palaeontographica. vol. 6, Cassel 1858, tavola 29 con la figurazione dell'olotipo.

Come è naturale non vi è nel lavoro di Meyer alcun riferimento al genere *Placodus*.

La classificazione dello *Psephoderma* fra i placodonti è infatti un avvenimento più recente, derivato dal ritrovamento dei resti scheletrici di un esemplare (cranio, alcune ossa dello scheletro postcraniale e frammenti della corazza) su cui O. Jaekel istituì nel 1901 il genere *Placochelys*.

L'attribuzione dello *Psephoderma* (e del genere *Psephosaurus*, istituito da E. Fraas nel 1896 su un altro frammento di corazza) ai placodonti fu stabilita per la prima volta da Huene nel 1902.

Nel 1858 non sussistevano dunque elementi per una comparazione fra *Placodus* e *Psephoderma*; dei *Placodus* erano conosciuti crani, mandibole e denti isolati, e non era noto nessun altro elemento dello scheletro postcraniale che potesse far pensare che i placodonti, o almeno alcuni di essi, portassero corazze analoghe a quella descritta da Meyer ([13]).

Dopo i denti di *Placodus impressus*, provenienti dai terreni del Buntsandstein (pag. 33), la corazza di *Psephoderma alpinum* era il primo placodonte rinvenuto al di fuori del Muschelkalk.

Ben presto però altri resti di placodonti di età retica vennero alla luce, i primi — fra l'altro — rinvenuti fuori dalla Germania.

Questi resti furono figurati nel 1861 nella tavola I del volume della *Paléontologie Lombarde* che Antonio Stoppani ([14]) aveva dedicato ai fossili degli strati ad *Avicula contorta:* si trattava di due denti, provenienti l'uno da Val dell'Oro (tav. I, fig. 4) l'altro da Gaggio (tav. I, fig. 5), e di un osteoderma isolato (tav. I, figg. 2ab) trovato all'Azzarola.

Questi resti furono descritti da Emilio Cornalia ([15]) in una nota al capitolo *Monographie des fossiles de l'Azzarola* e non furono interpretati come resti di placodonti. I denti furono classificati nel modo classico, e cioè come denti di picnodonti, probabilmente a causa della loro particolare morfologia. Si trattava infatti di due denti ben diversi da quelli delle specie di *Placodus* fino ad allora note, avevano forma ovale, erano fortemente depressi, lunghi all'incirca 20 mm e larghi 12 mm. Ambedue, ma soprattutto quello di fig. 4, erano caratterizzati da una depressione centrale che Cornalia ritenne erroneamente essere dovuta ad una compressione avvenuta durante la fossilizzazione e che è invece una caratteristica ben precisa dei denti del genere retico *Psephoderma* secondo l'interpretazione di Pinna (1980). In particolare la forma ovale, le dimensioni e la morfologia della corona fanno ritenere che si tratti di denti palatini posteriori di un esemplare di non grandi dimensioni della specie *Psephoderma alpinum* ([16]).

L'osteoderma isolato trovato all'Azzarola fu considerato da Cornalia *una placca della linea mediana di un carapace del genere Emys o Cistudo.* Esso è invece certamente un elemento del carapace dorsale di un esemplare di *Psephoderma alpinum* che porta il rilievo orientato in senso antero-posteriore atto a formare, con la successione degli osteodermi, le carene laterali caratteristiche di questa specie.

Sia i due denti, sia l'osteoderma sono andati perduti nel bombardamento aereo che nell'agosto del 1943 ha distrutto il Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

([13]) La correlazione fra parti scheletriche diverse rinvenute isolatamente è sempre stata difficile nell'ambito dei placodonti: non sempre queste correlazioni sono state possibili e spesso due diverse parti del corpo di uno stesso tipo animale hanno ricevuto nomi diversi. Solo di recente, per esempio, si è scoperto che i crani retici sui quali erano state istituite alcune specie (*Placochelyanus stoppanii, Placochelys malanchinii, Placodus zitteli, Placochelys alpissordidae,* e forse *Macroplacus raeticus*) erano in realtà crani di *Psephoderma alpinum:* ciò è avvenuto a seguito del rinvenimento di un esemplare che conservava sia parte della corazza, sia parte del cranio (Pinna, 1978).

([14]) Antonio Stoppani (1824-1891), nativo di Lecco, fu geologo e paleontologo molto noto e fecondo scrittore. Di lui sono famose soprattutto le opere *Studi Geologici e Paleontologici sulla Lombardia, Corso di Geologia, Il bel paese* e un interessante volume sull'ambra. I suoi studi paleontologici sfociarono nella pubblicazione di quattro volumi della *Paléontologie Lombarde,* alla cui stesura contribuirono altri paleontologi del tempo, quali Emilio Cornalia e Giuseppe Meneghini. Dal 1882 al 1891 fu direttore del Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

([15]) Emilio Cornalia (1824-1882), milanese, fu direttore del Museo Civico di Storia Naturale di Milano dal 1866 al 1882. Si occupò in campo paleontologico di mammiferi quaternari, pubblicando un volume della *Paléontologie Lombarde,* e di altri vertebrati, fra i quali alcuni rettili del Trias di Besano.

([16]) Fino a quando Pinna (1978) non correlò con la corazza di *Psephoderma alpinum* i crani e i denti isolati (analoghi a quelli figurati da Cornalia), questi ultimi venivano attribuiti a diverse entità sistematiche (*Placodus zitteli, Placochelys alpis-sordidae, Placochelys stoppanii, Placochelyanus malanchinii*). Nel 1937 Boni figurò nella tav. 4, fig. 8 l'esemplare di Val dell'Oro, attribuendolo a una non determinata nuova specie di *Placochelys,* e classificò il dente di Gaggio come affine a *Placochelys alpis-sordidae,* determinazioni che confermò nel 1948.

FIGURA 12

Figg. 1-6. – Osteodermi di *Psephoderma anglicum* Meyer, 1864. Retico, Bath. H. Meyer - Psephoderma anglicum, aus dem Bone bed in England. Palaeontographica, vol. 15, Cassel 1865-1868, tav. 40, figg. 1-6.

Figg. 7a, 7b. – Osteoderma di *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. Retico, Azzarola. E. Cornalia in A. Stoppani - Geologie et Paléontologie des couches à Avicula contorta en Lombardie. Paléontologie Lombarde, Milano 1860-1865, tavola 1, figg. 2a, 2b.

Fig. 8. – Dente di *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. Retico, Val dell'oro. E. Cornalia in A. Stoppani - Geologie et Paléontologie des couches à Avicula contorta en Lombardie. Paléontologie Lombarde, Milano 1860-1865, tavola 1, fig. 4.

Fig. 9. – Dente di *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. Retico, Gaggio. E. Cornalia in A. Stoppani - Geologie et Paléontologie des couches à Avicula contorta en Lombardie. Paléontologie Lombarde, Milano 1860-1865, tavola 1, fig. 5.

Fig. 10. – Frammento di carazza di *Placochelys placodonta* Jaekel, 1902. Carnico, Dogna. F. Bassani - Avanzi di vertebrati inferiori nel calcare marnoso triasico di Dogna in Friuli. Rend. r. Acad. Lincei, vol. 1, Roma 1892.

Fig. 11. – Frammento di corazza di *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. Retico, Viano. G. Curioni - Sui giacimenti metalliferi e bituminosi nei terreni triasici di Besano. Mem. R. Ist. Lombardo scienze, lettere ed arti, vol. 9, Milano 1863, tavola 3, fig. 3.

Solo due anni più tardi, nel 1863, un nuovo resto di placodonte (allora non identificato come tale) fu pubblicato da Giulio Curioni ([17]) nella sua monografia *Sui giacimenti metalliferi e bituminosi nei terreni triasici di Besano*. Il pezzo, un frammento di corazza dermica ora conservato nel museo del Servizio Geologico d'Italia a Roma, era stato rinvenuto alcuni anni prima nei terreni retici affioranti presso Viano, una piccola frazione di Tremezzo sul Lago di Como.

È probabile che Curioni si fosse convinto alla pubblicazione del frammento solo dopo aver visto la monografia di Meyer sullo *Psephoderma alpinum*.

Il sig. Triulzi di detto paese (Viano) – scrive infatti Curioni (pag. 30) – *mi fece dono già da alcuni anni di una impronta di un brano di corazza ossea, che egli trovò nel terreno infraliassico superiormente al paese stesso. Dal confronto di questa impronta, rappresentata nella fig. 3, tav. III, colla descrizione e colla figura data dal prof. Meyer di una petrificazione di lorica ossea trovata nel 1856 presso Ruhpalding in Baviera, che egli giudicò propria di un sauro, cui diede il nome di* psephoderma alpinum *Mey., risulta chiaro che tale impronta rappresenta una lorica eguale a quella illustrata dal prof. Meyer, e spetta quindi ad una medesima specie di rettili.*

Questo secondo frammento di *Psephoderma* (se si fa eccezione per l'osteoderma figurato da Cornalia, cui Curioni non fece riferimento) suscitò un grande interesse nel Meyer che l'anno dopo (1864) pubblicò una breve nota per mettere in evidenza come il nuovo pezzo di Curioni dimostrasse l'importanza del genere *Psephoderma* come indicatore temporale di quello che era allora chiamato in Italia il Terreno Infraliasico, e cioè il Retico.

Nella medesima nota il Meyer segnalò anche la presenza di osteodermi di *Psephoderma* in terreni inglesi della stessa età (Bone Beds), osteodermi che egli suppose appartenessero ad una specie diversa dallo *Psephoderma alpinum*, per le dimensioni minori, per la forma poligonale e meno regolare, per il minor numero di fossette sulla superficie, e soprattutto per la diversa forma e disposizione delle piastre della regione marginale, specie che chiamò *Psephoderma anglicum*.

I resti dello *Psephoderma anglicum*, provenienti da Bath, erano sei osteodermi isolati che furono descritti e figurati dallo stesso Meyer nel 1867.

([17]) Giulio Curioni (1796-1878), milanese, fu un autodidatta della geologia, che studiò tuttavia così a fondo da poter essere assunto all'Ispettorato delle polveri e dei nitri. Si occupò soprattutto dello studio dei terreni lombardi con particolare riguardo al Trias. Fu autore, fra l'altro, di un'opera in due volumi dal titolo *Geologia applicata alle province lombarde*, opera corredata da una dettagliata carta geologica, e di numerosi lavori su miniere, minerali e loro utilizzo. Per anni fece parte del Collegio dei Conservatori del Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

LE PRIME REVISIONI SISTEMATICHE

L'analisi di una mandibola proveniente dal Muschelkalk della regione di Braunschweig, di proprietà del consigliere A. V. Strombeck, permise a Hermann von Meyer nel 1862 una interessante analisi della specie *Placodus andriani* di Münster ed altre importanti note sulle specie descritte da Owen nel 1858.

Questa pubblicazione, nella quale Meyer mantenne un certo riserbo circa l'interpretazione rettiliana data da Owen dei placodonti, aprì di fatto un periodo di revisione sistematica dei resti fino allora conosciuti, revisione che sfocierà nel 1863 nell'ampio lavoro di sintesi dello stesso Meyer *Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias*.

La mandibola in questione, di cui aveva dato notizia la stesso Strombeck (1849, pag. 141), pur mancando del processo coronoide e del processo articolare, era in condizioni assai buone, poichè conservava ambedue i rami mandibolari completi di denti. Tale mandibola, figurata da Meyer alla sua tav. IX, era stata classificata in un primo tempo da Strombeck come *Placodus gigas*. Lo stesso Strombeck, ed in seguito Meyer, si erano però accorti che essa si adattava assai bene al cranio di *Placodus andriani* figurato da Braun nel 1836, da Agassiz nel 1839 (tav. 70, fig. 8) e da Owen nel 1841 (tav. 30, fig. 2).

Secondo Meyer però le differenze esistenti fra *Placodus gigas* e *Placodus andriani* (vedi pag. 39) non erano tali da giustificare una sicura distinzione fra le due specie.

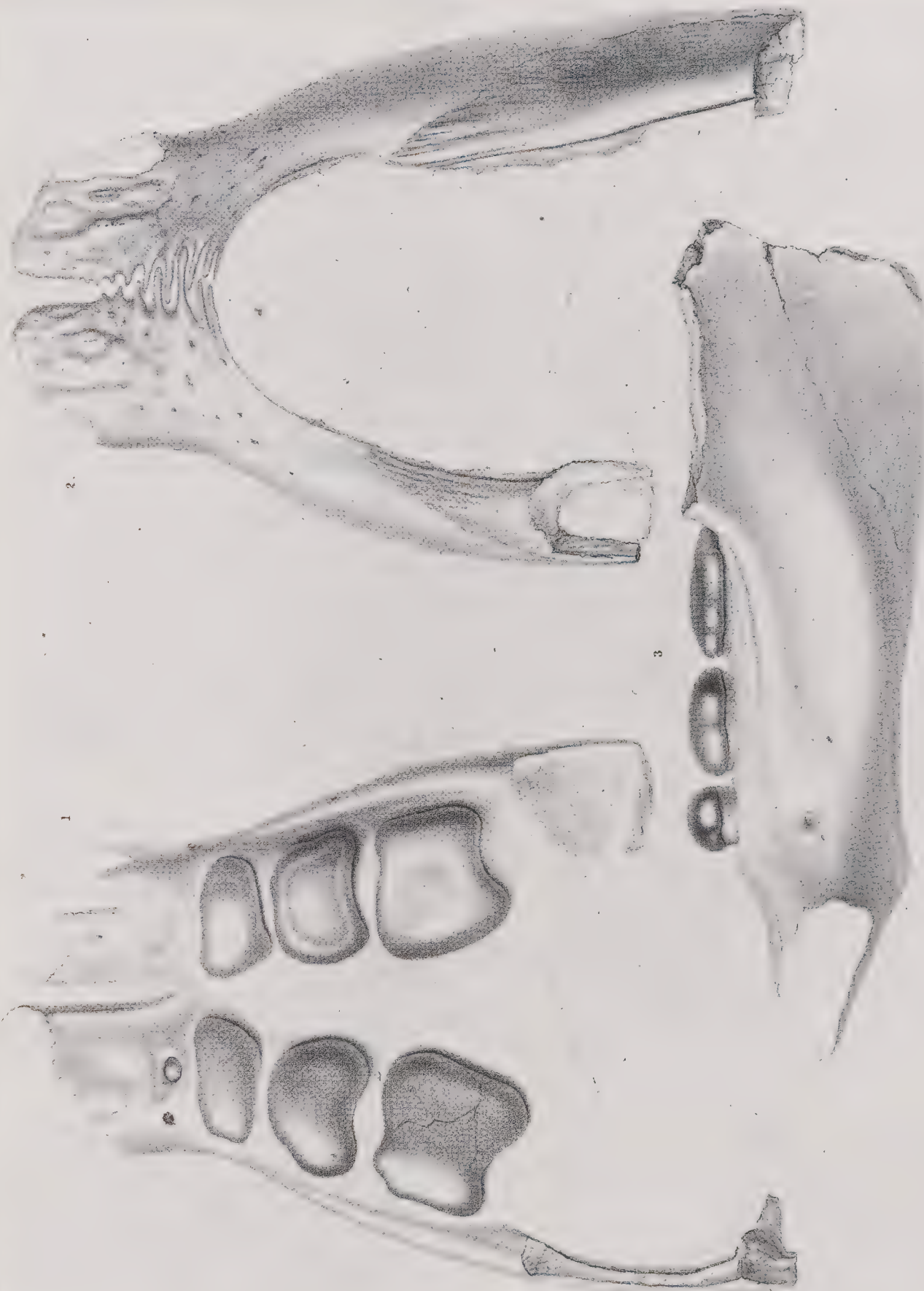
Per P. gigas – egli scrisse (pag. 60) – *è stato stabilito che il corto arrotondamento del cranio davanti ai molari dipende dal danneggiamento, ed è verosimile che l'estremità anteriore del cranio si prolungasse come in P. andriani. Le differenze di dimensioni non sono così marcate da escludere la riunione di entrambi i crani. Lo spazio che in P. gigas occupano i tre grossi denti sia della mascella superiore che di quella inferiore, è un po' più grande; tuttavia nella mandibola riferita a P. gigas (Agaz., II. t. 70. f. 15),*

Palaeontogr. Bd X.

Taf. IX.

1

2.

3

Herm. v. Meyer gez.

Placodus Andriani Münster.

Lith. u. Druck v. Th. Fischer, Cassel.

FIGURA 13

H. MEYER - Placodus Andriani aus dem Muschelkalk der Gegend von Braunschweig. Palaeontographica, vol. 10. Cassel 1861-1863. Tavola 9 (1862): *Placodus andriani* Münster.

nonostante la dimensione maggiore dei denti, lo spazio occupato da questi denti nella mandibola è minore di quello che si osserva nella mandibola della collezione di Strombeck. Si osservi solo che in uno stesso individuo possono esservi differenze notevoli di dimensioni dei denti, così l'unica differenza che rimane fra le due specie nominate di Placodus consiste nella moderata differenza di dimensioni.

Anteriormente al primo dente mandibolare sinistro Meyer notò nella sua mandibola la presenza di un dente di sostituzione, mancante invece sul lato destro. Egli si accorse così che denti di sostituzione erano presenti anche in altri esemplari, nei quali erano stati interpretati diversamente:

Anche Agassiz – scrisse a questo riguardo (pag. 59) – *sulla mandibola del suo Placodus gigas del Muschelkalk di Bayreuth (t. 70, f. 15) ha notato un dente che si trova anteriormente al primo molare, più in basso e più lateralmente verso l'esterno, che egli però non considera un dente di sostituzione, bensì un incisivo* ([18]) *e a causa della sua vicinanza al primo molare si esclude che in P. gigas il cranio fosse così fortemente prolungato a becco come in P. Andriani. Owen (a. a. 0. p. 178) è perciò anche dell'opinione che sia un dente di sostituzione quello che egli indica come secondo molare della mandibola di Placodus pachygnathus (p. 179, t. 10. f. 6), come pure nella mandibola di P. bathygnathus (t. 11. f. 3) e di P. bombidens (t. 9, f. 4.6).*

A proposito delle specie di Owen Meyer osservò (pagg. 60-61):

Per i frammenti di mandibola del Muschelkalk di Bayreuth attribuiti da Owen a Placodus pachygnathus e a P. bombidens vi è la possibilità che corrispondano a P. Andriani; la mandibola di P. pachygnathus (Philos. Trans., p. 178. t. 10. f. 6.7) presenta le dimensioni di quella da me studiata, e quella di P. bombidens (p. 179. t. 9. f. 3-6) potrebbe appartenere a un P. Andriani più giovane. Lo stesso vale anche per il frammento di mandibola di P. bathygnathus (p. 181. t. 11. f. 1-3) al quale manca la parte anteriore con il primo e il secondo molare che ha dimensioni simili.

Meyer dunque sosteneva l'identità delle tre specie *pachygnathus*, *bathygnathus* e *bombidens* con *Placodus andriani* e ipotizzava l'identità dello stesso *Placodus andriani* con *Placodus gigas*.

Mentre Meyer manteneva alcune riserve sull'attribuzione dei placodonti ai rettili, in una nota scientifica dello stesso anno (1862) Carl Friedrich Wilhelm Braun si schierava apertamente con Owen, trovando ampie analogie fra uno dei tre campioni da lui esaminati, un cranio di *Placodus gigas* proveniente dal Leinecker Berge, e il genere *Pistosaurus*, un probabile antenato dei plesiosauri del Triassico medio europeo.

Le cavità nasali e oculari e le fosse temporali – scrisse Braun in relazione al *Placodus gigas* (pag. 9) – *circondate da ossa ben distinte e robuste che delimitano queste cavità, sono (seppure un po' compresse obliquamente) ben conservate nel loro complesso e conservano la loro forma caratteristica. Oltre a queste cavità craniali si trova, nel mezzo del parietale, tra le porzioni anteriori delle fosse temporali, un foramen parietale o omiano orlato da bordi ossei rilevati, come in tutti i Macrotracheli* ([19]), *ma soprattutto come in Pistosaurus, nel quale tale fossa parietale, che si osserva anche in alcuni rettili viventi, è ugualmente posta in avanti fra le fosse temporali, mentre in Nothosaurus essa si trova invece fra la porzione posteriore delle fosse.*

Il lavoro di Braun era stato scritto con l'intento di descrivere tre campioni fossili fino ad allora non noti: oltre a quello già citato (poi figurato da Meyer, 1863, tav. 28, figg. 1-2; tav. 29, fig. 3), un cranio fortemente compresso lateralmente del Muschelkalk di Bayreuth classificato come *Placodus andriani* (che Meyer figurerà nel 1863, tav. 24, figg. 1-3; tav. 29, fig. 4, come *Placodus hypsiceps*) ([20]), e un cranio incompleto del Muschelkalk di Leinecker Berge dotato di 5 denti mascellari invece dei normali quattro (poi

---

([18]) Interpretando questo dente come un incisivo, Agassiz dedusse che il muso di *Placodus gigas* doveva essere breve. Meyer, interpretando invece il dente in questione come dente di sostituzione, considerò possibile che il muso di *Placodus gigas* fosse allungato come quello di *Placodus andriani* e che le due specie potessero essere considerate sinonime.

([19]) I Macrotracheli sono (Meyer 1847-1855) i saurotterigi (*Nothosaurus, Plesiosaurus, Pliosaurus*, ecc.).

([20]) Braun nel 1863 dice che Meyer aveva istituito su questo esemplare la specie *Placodus hypsicephalus* in schedis. Nella monografia del 1863 Meyer su questo stesso esemplare descrisse la specie con il nome di *Placodus hypsiceps*, sostenendo che il nome *hypsicephalus* era stato riportato non correttamente da Braun.

figurato da Meyer, 1863, tav. 25, figg. 2-4) sul quale lo stesso Braun stabilirà poco dopo (1863) la specie *Placodus quinimolaris*.

Sulle due specie *gigas* e *andriani* Braun effettuò alcune osservazioni anatomiche. Del *Placodus gigas* egli scrisse (pagg. 9-10):

La disposizione reciproca delle singole ossa del cranio non è chiaramente riconoscibile, ad eccezione del processo elevato della parte anteriore della mascella che è unito al nasale da una specie di sutura, esse sembrano fuse assieme; tuttavia qua e là si osservano solchi e rilievi dove le diverse ossa vengono a contatto: ciò indica verosimilmente che il cranio apparteneva ad un esemplare molto vecchio. Sul lato destro, a seguito della rimozione della roccia che riempiva la fossa temporale, è risultata visibile una parte del cranio che abitualmente non si vede, sia perchè fragile, sia perchè è coperta di norma da calcare duro; si tratta delle ossa comprese fra la fossa temporale e l'orbita, la grande ala dello sfenoide con superficie tubercolata, la parte squamosa del parietale con i processi temporale e jugale e con le loro connessioni con lo pterigoideo, le cui ali divergono posteriormente quasi perpendicolarmente, lasciando intravvedere sulla superficie esterna nette impressioni di robusti muscoli. Sulla piastra palatina, poco prima del suo apice e prima del primo paio di denti, sbocca nella cavità orale il canale nasale con due piccole aperture ovali. Il setto nasale è formato da uno stretto processo dello pterigoideo che giunge in avanti fino alla parte anteriore della mascella; le aperture nasali sono molto più ravvicinate fra loro che in tutti gli altri sauri del Muschelkalk.

Più approfondita fu la descrizione del cranio attribuito a *Placodus andriani*, poichè esso era quasi spezzato in due a lasciava intravvedere parti che normalmente rimangono nascoste.

Il cranio – scrisse Braun (pag. 11-13) – *appartiene al gruppo delle specie a cranio lungo. La sua lunghezza dal margine anteriore del premascellare alla porzione mammillare del temporale è di 7 pollici; la larghezza dal processo malare della mascella fino alla metà della piastra palatina è di 1,6 pollici; da cui deriva che la larghezza complessiva doveva essere di 3,2 pollici, cioè esso è lungo ancor più del doppio della sua larghezza, il più stretto fra tutti. La sua altezza dal livello del parietale fino alla superficie dei denti della piastra palatina è leggermente inferiore alla larghezza. Le narici e le orbite non sono dirette in alto come nelle specie a cranio largo, ma lateralmente e in avanti, come in quelle a cranio lungo (...).*

L'apertura nasale esterna è ovale allungata, delimitata dal processo mascellare-nasale, da quello ascendente e dall'osso nasale; il canale nasale si dirige perpendicolarmente verso il basso e attraversa la piastra palatina all'estremità, dove sfocia nella cavità boccale, subito davanti ai due denti palatini anteriori.

L'orbita, come la cavità nasale, è formata da ossa ben conformate: nella parte anteriore e inferiore dal processo orbitale, dietro e in alto dal malare-jugale, mentre al di sopra di questi si trovano il frontale e il parietale, ed è evidente un marcato rilievo osseo corrispondente all'arcata sopraccigliare. La cavità orbitale ha forma ovale-tondeggiante, con lunghezza di 2 e altezza di 1,5 pollici. Si tratta evidentemente della cavità orbitale più grande, in proporzione, fra tutti i vertebrati (...).

La fossa temporale è contornata esternamente dallo jugale e internamente dal parietale, dal temporale e dai loro processi; essa è un po' più lunga dell'orbita ma meno larga. Misura 2,2 pollici in lunghezza e solo 0,9 in larghezza, ed ha forma ellittica allungata. Il rapporto assiale delle fosse temporali è tipico di una specie a cranio lungo e molto diverso da quello delle specie a cranio corto, nelle quali la fossa temporale è ovale allargata e misura in Placodus laticeps, *secondo Owen, 3 pollici di lunghezza e 2 di larghezza.*

Una parte notevole di questo cranio è occupata dalla porzione anteriore della mascella («rostro anteriore della mascella» di Agassiz, «premascellare» di Owen), un prolungamento a forma di becco formato dagli intermascellari lungo 1,5 pollici ed altrettanto largo (...). La cavità cranica è visibile in tutta la sua estensione; sebbene sia piena di roccia si può osservare il suo contorno dal frontale fino all'occipitale, e in avanti fino alle ossa nasali, non è invece visibile una delimitazione del canale nasale; o perchè le parti nasali inferiori erano interamente cartilaginee, o perchè, se formate da ossa, mancano per danneggiamento o per particolarità strutturali, come in Nothosaurus *e in* Pistosaurus. *Dietro all'osso palatino sporge un robusto osso di forma particolare, che si dirige in alto verso la cavità cranica per un'altezza di quasi 1/2 pollice; si tratta probabilmente del processo basale dell'occipitale, fuso per sinostosi con gli pterigoidei e con lo sfenoide, e che lateralmente si unisce al petroso, sul quale è visibile un'apertura, forse la tromba di Eustachio. La volta cranica delimita per tutta la lunghezza del bordo della fronte un orlo lungo da 1,5 a 2 linee, corrispondente alla spina o cresta frontale. Sembrerebbe quasi che, come in alcuni Lacertilia, le ossa frontali fossero pari, e che le due metà fossero collegate fra loro in corrispondenza di questa cresta.*

Anche l'istituzione della specie *Placodus quinimolaris* ([21]) diede a Braun l'occasione di effettuare una discussione dell'anatomia del cranio dei placodonti, per quanto gli era possibile sul suo esemplare incompleto.

La mascella – egli scrisse nel lavoro del 1863 (pagg. 6-8) – *è abbastanza ben conservata nella parte anteriore, con i suoi processi laterali, fino al processo dello jugale che porta attaccato una porzione dello jugale stesso. Anteriormente, diretti ad angolo l'uno verso l'altro, senza però toccarsi, si vedono assai bene da ambo i lati i processi robusti e quasi cilindrici che risalgono e terminano superiormente e separatamente con una superficie ovale piana. Essi delimitano il margine anteriore e inferiore della cavità nasale, mentre i processi riconoscibili soprattutto sul lato destro verso la fronte si elevano tra la cavità nasale e l'orbita. All'estremità posteriore del lato destro, dove il danneggiamento è minore, sono riconoscibili due rilievi tondeggianti e bitorzoluti, diretti verso il basso, che corrispondono all'osso timpanico. Il danneggiamento sul lato superiore del cranio rende visibile la sezione trasversa del palatino, poco dietro al margine dei due denti palatini posteriori. Lo stesso sembra un triangolo con i lati concavi e l'apice assottigliato, la cui base corrisponde alla sezione dell'osso con i denti e misura un po' più di 2 pollici. L'altezza del triangolo è circa la metà della base. Tra le due metà del palatino sembra essere incuneato uno stretto osso, che inferiormente ha uno spigolo acuto, senza dubbio il vomere. Su entrambi i lati si inseriscono gli pterigoidei, dei quali è tuttavia riconoscibile solo una piccola parte dell'ala e il processo verso il palatino (...) il cranio nel suo complesso corrisponde a quelli dei* Placodonti *a cranio lungo, tuttavia si distingue notevolmente per la forma e la struttura dei denti e in particolare per il loro numero da quelli di* Placodus gigas *e* Placodus Andriani. *I denti del palato e della mascella sono infatti 16 e non 14. Sei di questi si trovano, come avviene abitualmente nei placodonti a cranio lungo, sul palato in due serie accoppiate. La loro forma corrisponde abbastanza bene a quella dei* Placodi *analoghi, ma una piegatura al margine esterno e un restringimento verso la metà conferiscono loro un contorno che si potrebbe definire cordiforme, più che regolarmente quadrangolare.*

Il paio posteriore è molto più grande degli altri; i denti di questo paio sono quasi ugualmente lunghi e larghi ed hanno una forma a cuore arrotondata. La loro superficie è meno liscia e piana di quella degli altri denti palatini......

Sulla porzione dentale della mascella si trovano 5 denti su ogni lato; essi sono molto più piccoli dei palatini, hanno forma tondeggiante e superficie convessa, resa ruvida da piccole sporgenze granulose; hanno sui bordi delicate righe e vicino al margine interno un'impressione a ferro di cavallo più o meno chiara......

Mentre negli altri Placodonti *a muso lungo vi sono solo 4 denti mascellari, il più anteriore e il più posteriore dei quali presentano esattamente la stessa disposizione osservata nella specie in esame, in questa nello spazio fra questi due denti si trovano tre denti invece che due. Il nome quinimolaris è stato quindi attribuito in base al numero dei denti.*

Come già aveva supposto Agassiz molti anni prima, anche Braun intravvide dunque la possibilità di una distinzione fra due differenti gruppi di *Placodus*, gli uni a cranio largo (con lunghezza quasi uguale alla larghezza), *münsteri, rostratus* e *laticeps*; gli altri dotati di cranio allungato (con lunghezza molto maggiore della larghezza), *gigas* e *andriani*; differenze che avrebbero giustificato, secondo l'autore, uno sdoppiamento del genere *Placodus* in due differenti generi. Come gli autori precedenti inoltre, anche Braun ipotizzò una possibile identità fra *Placodus gigas* e *Placodus andriani* ([22]) e fra *Placodus gigas* e il *Placodus bathygnathus* di Owen.

La distinzione generica ipotizzata da Braun venne attuata da Meyer nel 1863, in quella che può considerarsi la prima grande revisione del gruppo dei placodonti.

Meyer, analizzando tutti i principali esemplari fino ad allora noti, ad eccezione di quelli studiati da Owen facenti parte della collezione del British Museum, che non ebbe la possibilità di studiare direttamente, giunse innanzi tutto a ritenere che i rappresentanti del genere *Placodus* potevano costituire *una famiglia di sauri* alla quale attribuì il nome di *Placodontes*. Tale famiglia comprendeva, come ipotizzato da Braun, due generi diversi, la cui distinzione doveva basarsi, non tanto sul numero dei denti palatini (due o tre paia), il che era già stato escluso da Owen, quanto sulla forma e disposizione degli incisivi e sulla forma e sullo sviluppo dell'arco zigo-

([21]) Non è stato stabilito se il *Placodus quinimolaris*, di cui si conosce solo questo esemplare, sia o no sinonimo di *Placodus gigas*. Peyer e Kuhn-Schnyder (1955, pag. 472) affermano che la questione è senza importanza e che ciò che interessa è solo l'esistenza di 5 denti mascellari *un'eccezione alla regola interessante nei riguardi del numero molto più grande di denti mascellari in Paraplacodus.*

([22]) Braun insistette (1862) perchè fosse usato come nome specifico *andriani* invece che *gigas*, nonostante che quest'ultimo avesse priorità di data.

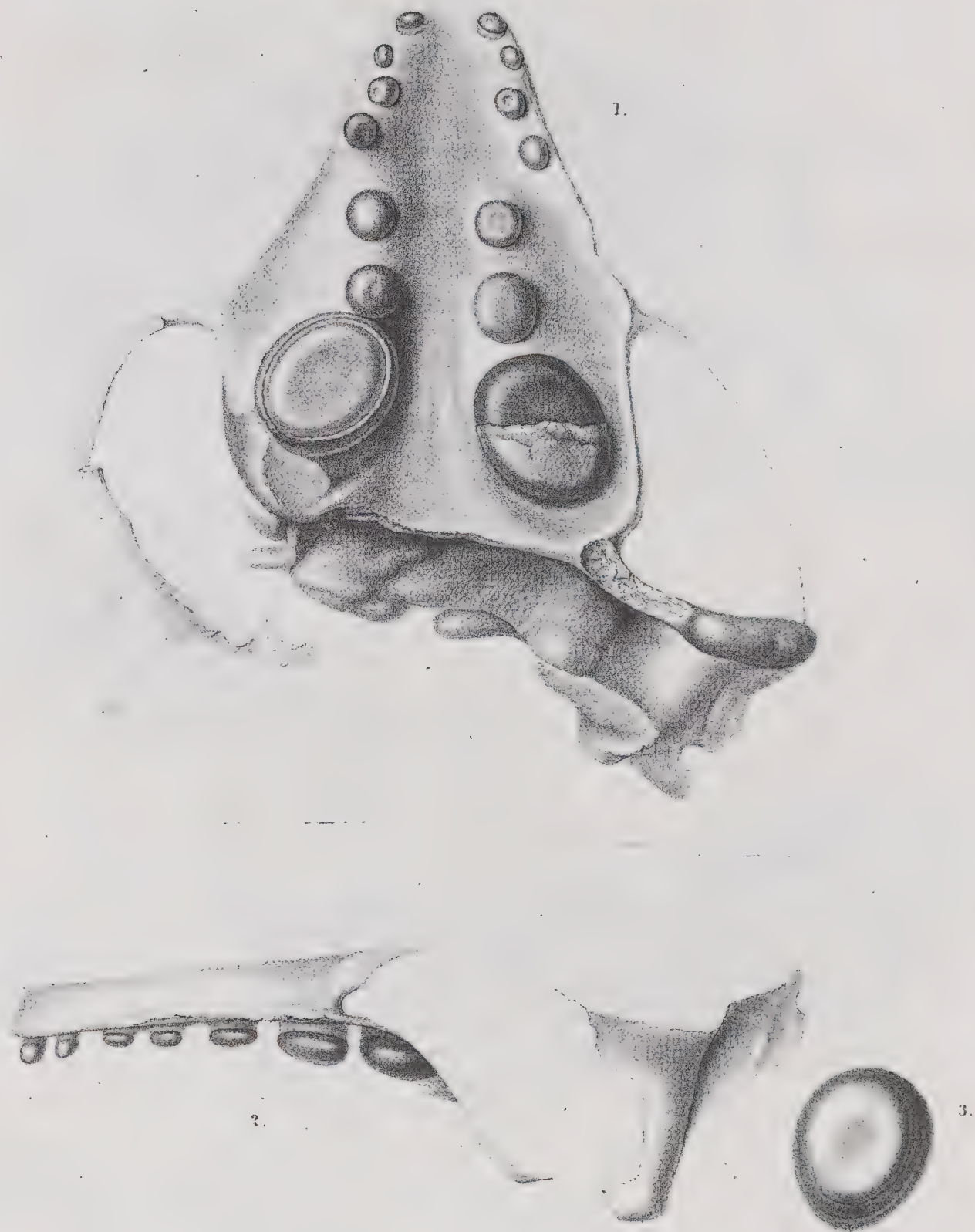
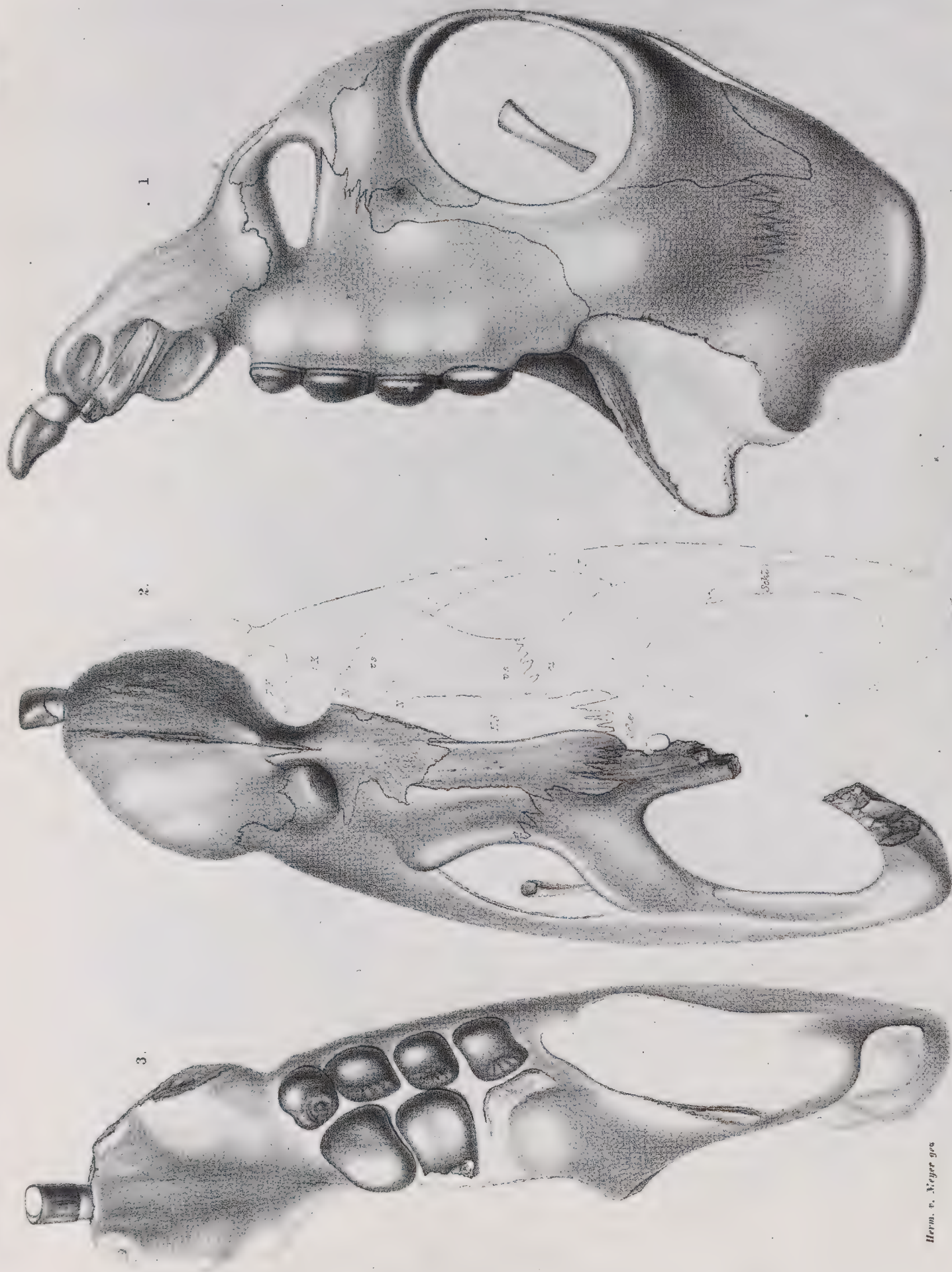
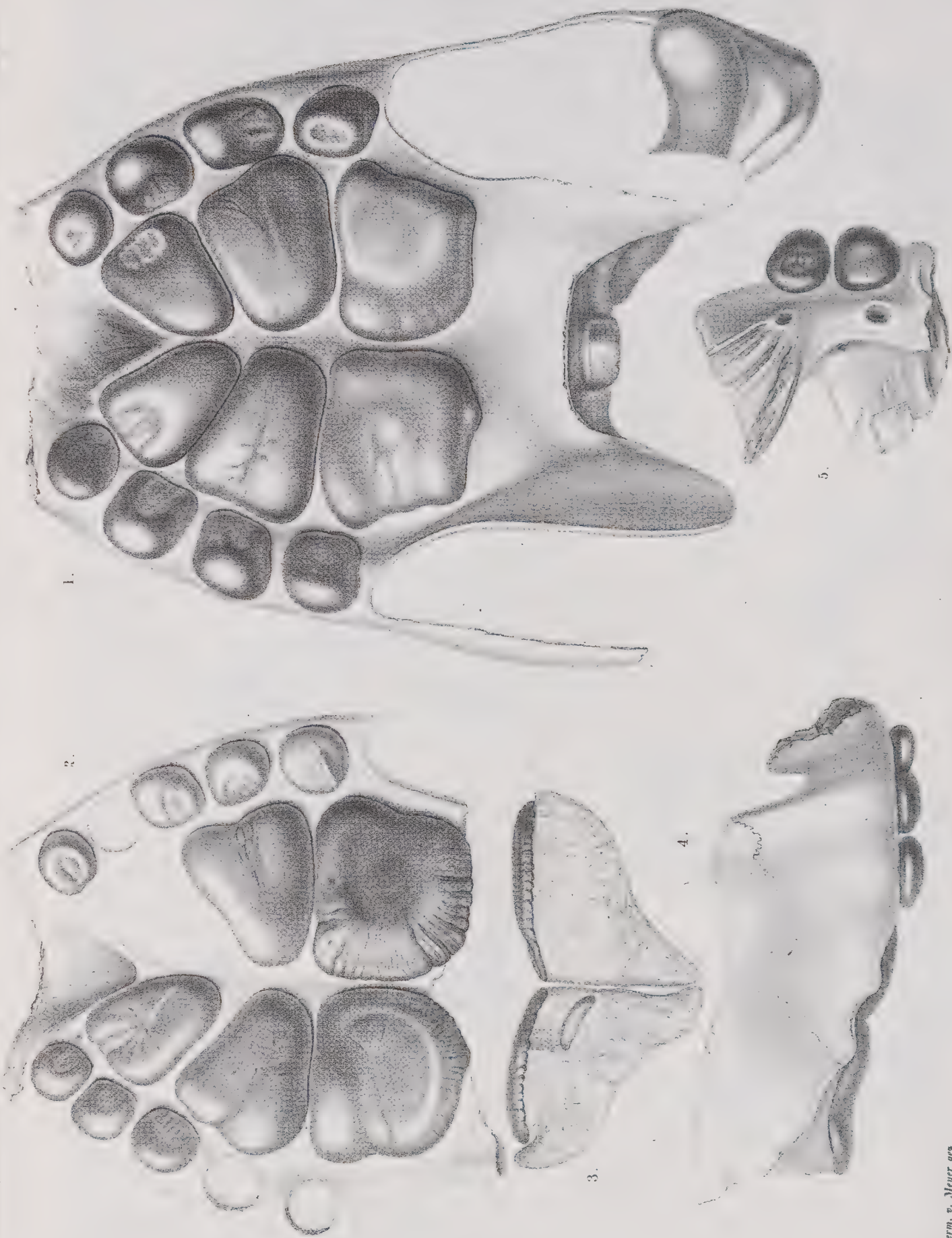



FIGURA 14

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 23 (1863): figg. 1-3 *Cyamodus rostratus* Meyer.

FIGURA 15

H. MEYER - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 24 (1863): figg. 1-3 *Placodus hypsiceps* Meyer.

Palaeontogr. Bd. XI. Taf. XXV.

1. 2. 3. 4. 5.

Herm. v. Meyer gez.

1. Placodus gigas Ag. — 2—4. Placodus quinimolaris Braun. — 5. Placodus.

Lithogr. u. Druck v. Th. Fischer in Cassel.

FIGURA 16

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 25 (1863): fig. 1 *Placodus gigas* Ag., figg. 2-4 *Placodus quinimolaris* Braun, fig. 5 *Placodus*.

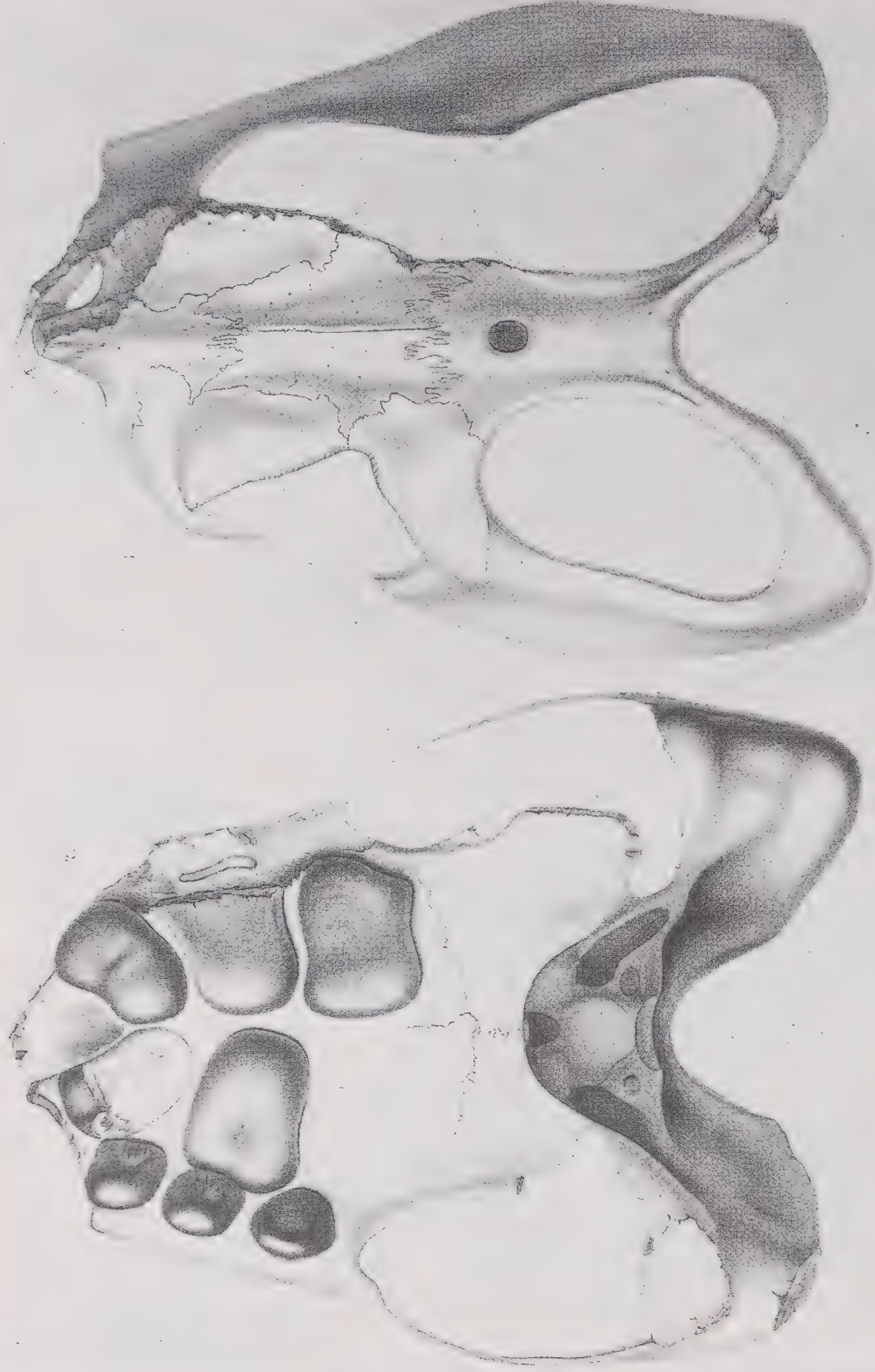



FIGURA 17

H. MEYER - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 26 (1863): figg. 1-2 *Placodus gigas* Ag.

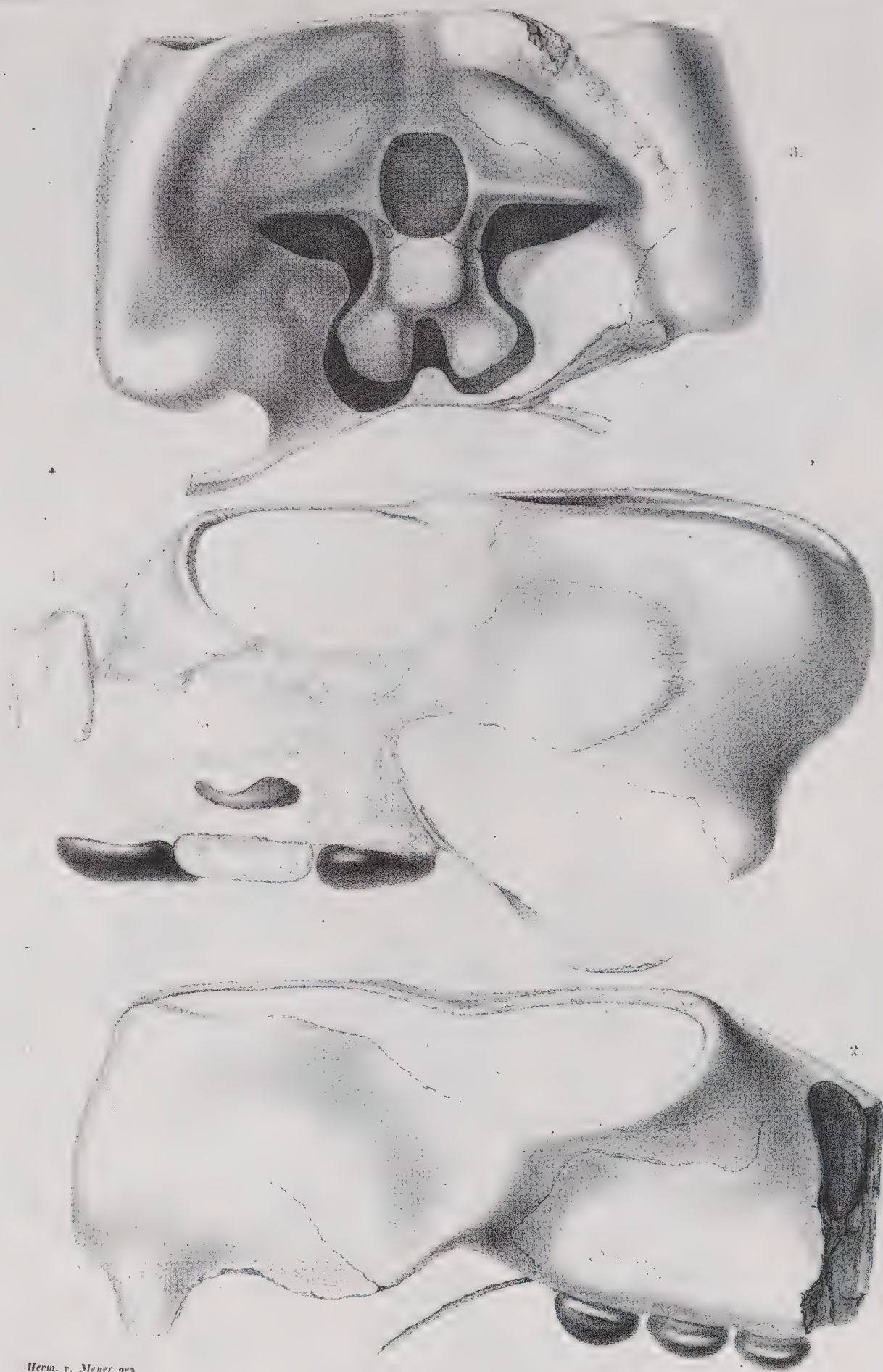



FIGURA 18

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 27 (1863): figg. 1-3 *Placodus gigas* Ag.

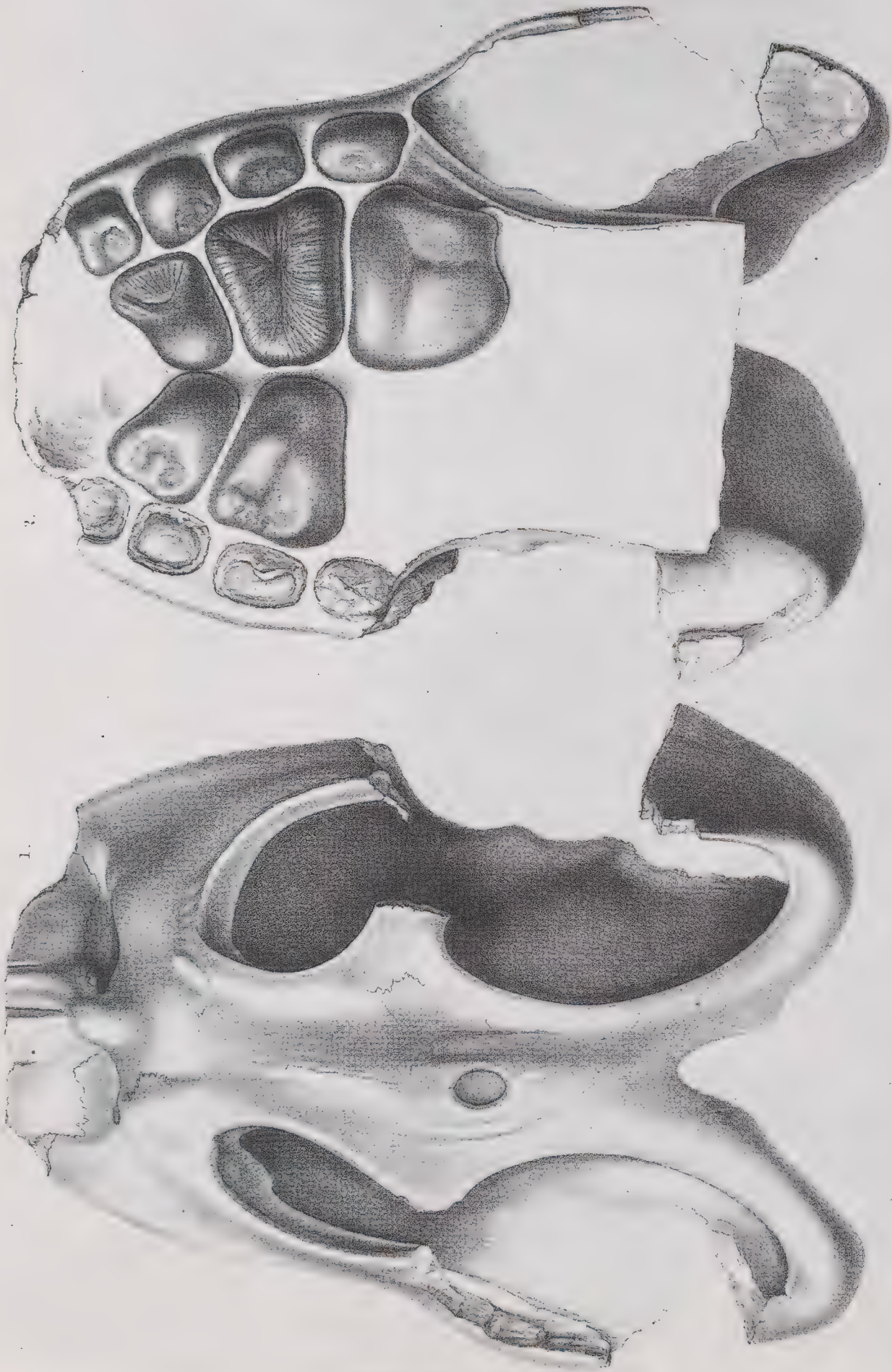



FIGURA 19

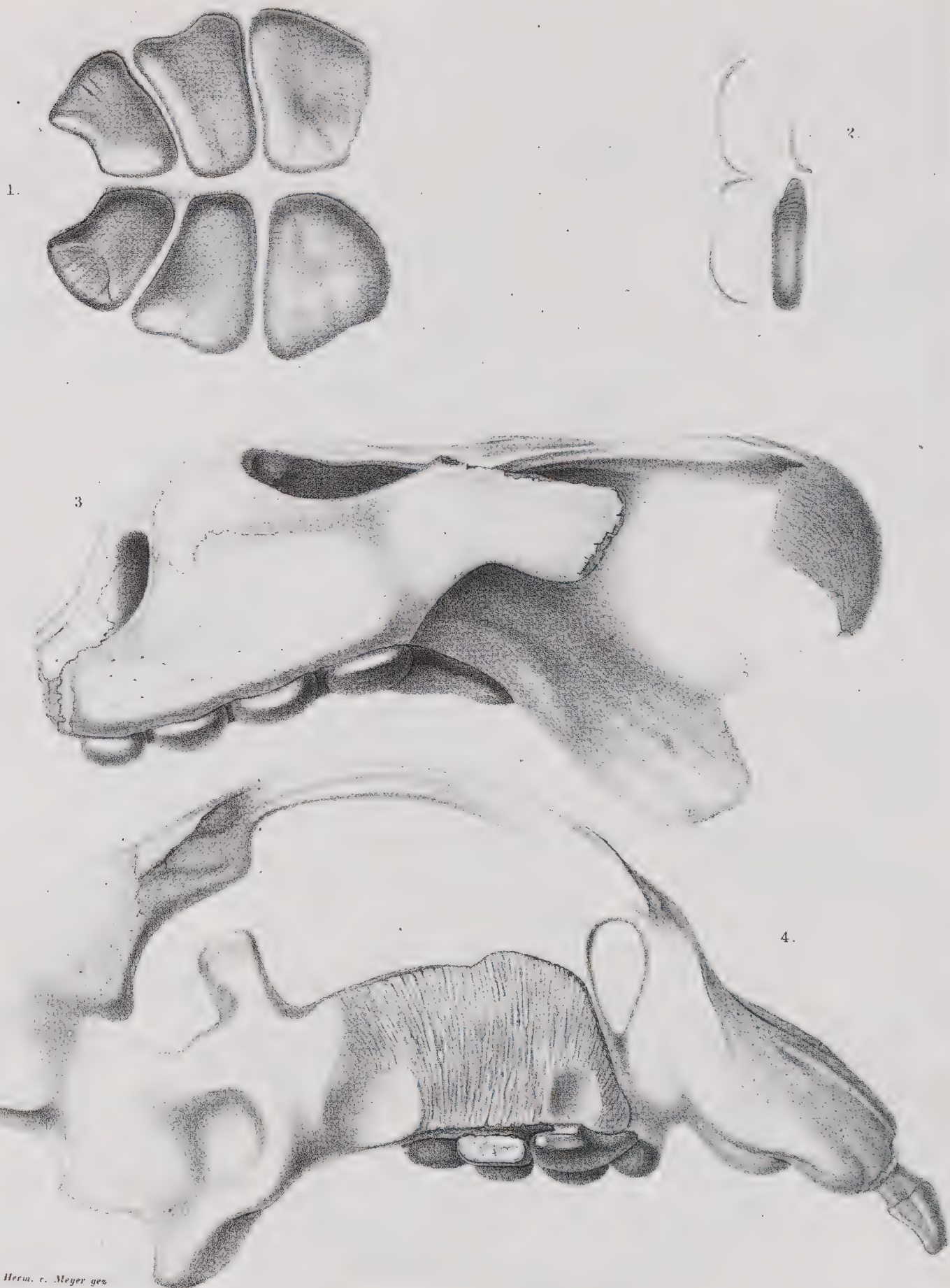
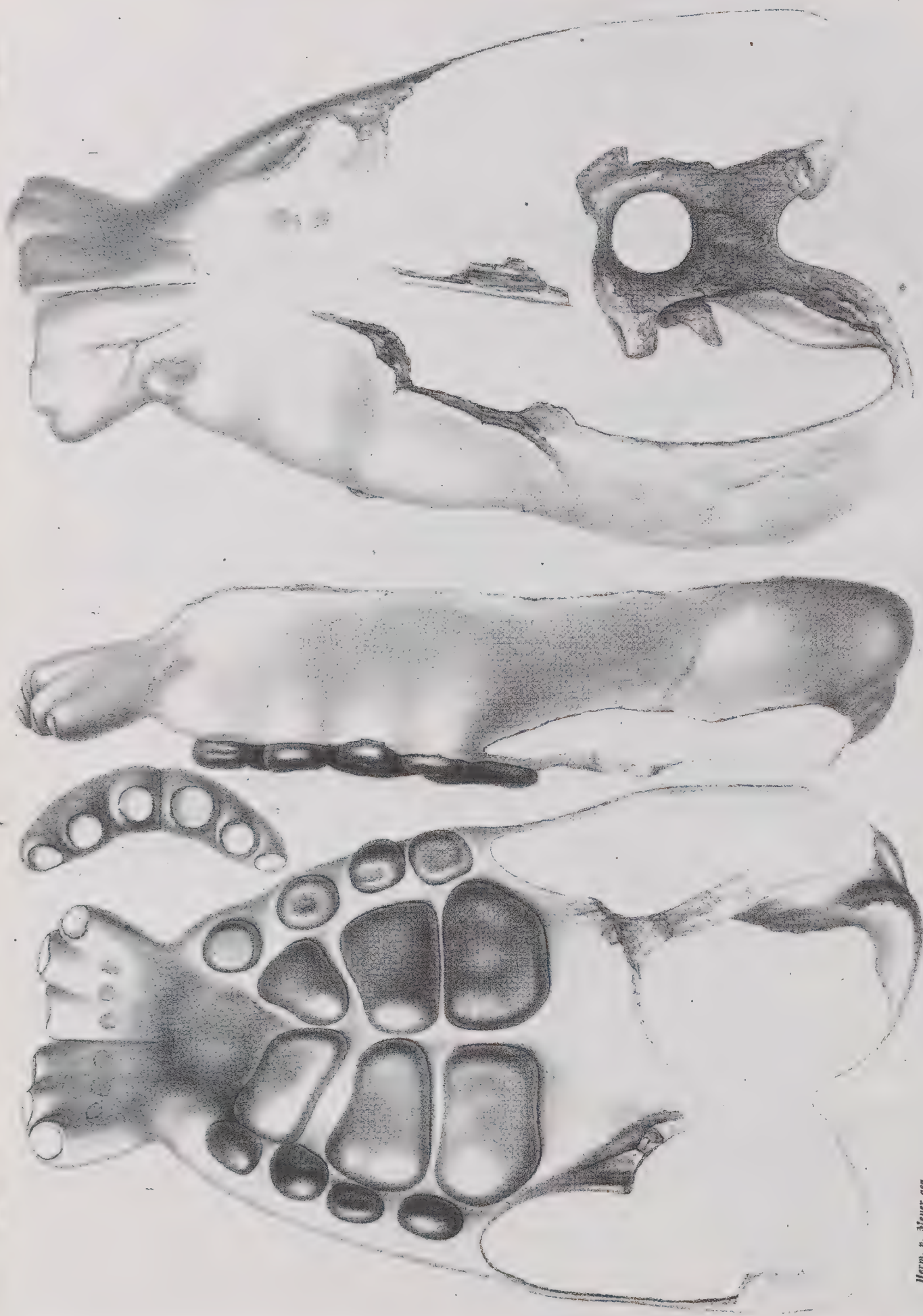
H. MEYER - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 28 (1863): figg. 1-2 *Placodus gigas* Ag.

Palaeontogr. Bd. XI. Taf. XXIX.

FIGURA 20

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 29 (1863): figg. 1-2 *Placodus*, fig. 3 *Placodus gigas* Ag., fig. 4 *Placodus hypsiceps* Meyer.

Palaeontogr. Bd. XI.

Taf. XXX.

Herm. v. Meyer gez.

1—4. Placodus Andriani Münst.

Lithogr. u. Druck v. Th. Fischer in Cassel.

FIGURA 21

H. MEYER - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontolographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 30 (1863): figg. 1-4 *Placodus andriani* Münst.

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontolographica, vol. 11, [illegible] 1863-1864. Tavola 30 (1863): figg. 1-4 *Placodus andriani* Münst.

Palæontogr. Bd. XI. Taf. XXXI.

4. 3. 5.

2 1

Herm. v. Meyer gez.

1. 2. Cyamodus Münsteri Meyer (Ag. sp.) — 3–5. Placodus Andriani Münst.

Lithogr. u. Druck v. Th. Fischer in Cassel.

FIGURA 22

H. Meyer - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 31 (1863): figg. 1-2 *Cyamodus münsteri* (Ag.), figg. 3-5 *Placodus andriani* Münst.

FIGURA 23

H. MEYER - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, vol. 11, Cassel 1863-1864. Tavola 32 (1863): figg. 1-3 *Placodus gigas* Ag., figg. 4-10 *Placodus*.

matico, carattere quest'ultimo che permetteva di distinguere fra forme a cranio lungo e forme a cranio largo.

Sulla base di questi caratteri Meyer suddivise la famiglia dei *Placodontes* nel seguente modo (pag. 179):

A) Forme a cranio lungo (Macrocephali)
Cranio più lungo che largo; muso separato da una strozzatura con 6 incisivi a forma di scalpello su ossa premascellari pari; superiormente 6 incisivi, 8-10 molari, 6 palatini, per un totale di 20-22 denti; inferiormente 4 incisivi, 6 molari, per un totale di 10 denti; numero complessivo dei denti 30-32.

Genere Placodus *Meyer (*Placodus *Agassiz pars)*

a) con 8 molari superiori
Placodus gigas *Agassiz*
Placodus andriani *Münster*
Placodus hypsiceps *Meyer*

b) con 10 molari superiori
Placodus quinimolaris *Braun*

B) Forme a cranio largo (Platycephali)
Cranio non più lungo che largo; muso corto e non separato; con 4 incisivi a forma di fagiolo su premascellari impari; superiormente 4 incisivi, 4-6 molari, 4-6 palatini, per un totale di 14-16 denti; inferiormente ? denti ([23]).

Genere Cyamodus *Meyer (*Placodus *Agassiz pars)* ([24])
Cyamodus rostratus *Meyer (Münster sp.)*
Cyamodus münsteri *Meyer (Agassiz sp.)*
Cyamodus laticeps *Meyer (Owen sp.)*

Nello schema non furono inserite da Meyer le specie *Placodus impressus* Agassiz, la cui attribuzione ai placodonti era da lui ritenuta incerta, *Placodus rugosus* Münster, *Placodus aethiops* Münster e *Placodus angustus* Münster (tutte istituite in schedis), ritenute non valide perchè istituite su denti isolati, *Placodus bombidens* Owen, *Placodus pachygnathus* Owen e *Placodus bathygnathus* Owen, anch'esse ritenute non valide perchè istituite su frammenti insufficienti e perchè probabilmente coincidenti con il *Placodus andriani* (vedi Meyer 1862) (pag. 54).

Per quanto riguarda le differenze fra le specie citate nell'elenco e le caratteristiche del nuovo genere *Cyamodus* Meyer scrisse (pagg. 180-182):

Per il momento non solo ho mantenuto la separazione fra Placodus gigas e P. Andriani, ma ho anche ritenuto opportuno aggiungere a queste una terza forma strettamente imparentata, P. hypsiceps. È difficile dare un'esatta definizione delle differenze fra le tre specie che si lasciano comunque riconoscere. Tali differenze si osservano già nella robustezza dello jugale. Placodus gigas mostra in tutti gli esemplari uno jugale più largo di quello di P. Andriani e in P. hypsiceps lo jugale è ancora più debole che in quest'ultimo. P. hypsiceps presenta quindi il cranio di forma più stretta e più alta, senza essere più piccolo di P. Andriani. Queste differenze non possono quindi essere attribuite alle diverse età dell'animale, come pure a differenze di sesso, poichè non si trovano in due, ma in tre sfumature diverse. Se P. hypsiceps fosse il giovane delle altre due specie, allora il suo cranio non potrebbe avere la forma stretta e regolare che lo caratterizza. Fra esso e il P. gigas vi sono differenze anche nel decorso delle suture e in particolare verso l'angolo superiore del cranio; in P. gigas l'osso frontale principale è appena escluso dalla formazione del margine orbitale, mentre nel P. hypsiceps è ben distanziato da questo; il che da solo porta come conseguenza alcune differenze nelle altre suture. Di P. Andriani non si sa nulla di questa regione. Il muso più appuntito di P. hypsiceps è simile a quello di P. Andriani, tuttavia è notevolmente più lungo e più fortemente diretto verso il basso che in questo. In P. quinimolaris il cranio sembra essere più piatto che in tutti gli altri ... Le specie di Placodus variano poco di dimensioni l'una dall'altra per quanto riguarda il cranio; Placodus gigas e P. quinimolaris sono le più grandi e le più larghe, P. hypsiceps è la più piccola e la più stretta per quanto riguarda il cranio. Placodus possiede i denti più grossi e più robusti; ciò vale anche per i molari. In P. Andriani i molari sono in proporzione più piccoli che in P. hypsiceps, il che stupisce poichè il cranio in quest'ultima specie e un po' più piccolo. P. quinimolaris rispetto a P. gigas, cui corrisponde in grandezza, possiede molari più piccoli perchè una serie della medesima lunghezza comprende cinque denti invece che quattro.

I denti dei Placodonti, a causa della loro somiglianza con dei fagioli, sono noti presso gli spaccapietre di Bayreuth col nome di fagioli. Questa definizione si adatta meno ai denti palatini quadrangolari appiattiti di Placodus, ma in maggior misura ai denti del genere a cranio largo che ho chiamato perciò Cyamodus. Persino i suoi incisivi a paragone

---

([23]) Non era conosciuta a quel tempo alcuna mandibola di *Cyamodus.*

([24]) *Cyamodus,* dal greco *Κύαμοσ* = fava.

degli incisivi a scalpello di Placodus sono a forma di fagiolo.

La mandibola del Cyamodus non è ancora stata trovata, tuttavia si conoscono crani completi sui quali si basa la distinzione della specie. Essi si distinguono per lo jugale straordinariamente largo, per un muso corto e appuntito e per un ridotto numero di denti, fra i quali solo l'ultimo paio di palatini possiede notevoli dimensioni. Gli incisivi sono più ravvicinati ai molari e non sono separati da questi da un ampio spazio privo di denti. Anche l'aspetto d'insieme del cranio e la sua forma generale si distinguono talmente da Placodus che la validità del genere non può essere messa in dubbio, come si vede anche nella struttura generale del cranio, almeno per quanto è possibile giudicare dal decorso delle suture in Cyamodus Münsteri. Cyamodus rostratus è in ogni caso una specie a sé stante; sarebbe tuttavia possibile che C. laticeps fosse solo un esemplare più vecchio di C. Münsteri...

Al di là della discussione di tipo sistematico, il lavoro di Meyer diede un notevole contributo alla conoscenza dei placodonti anche dal punto di vista anatomico. Nella dentatura in particolare egli, pur ammettendo che non era ancora possibile stabilire con sicurezza su quali ossa del cranio si inserissero i diversi denti, osservò che mentre gli incisivi, sia in *Placodus* che in *Cyamodus*, si inseriscono sulle ossa premascellari, gli altri denti non potevano essere portati dagli pterigoidei, come aveva sostenuto Owen, ma dovevano inserirsi su due ossa diverse: gli esterni (indicati come molari) sulla mascella superiore (ossa mascellari), gli interni sulle ossa palatine.

Tutti i denti — dice Meyer — *si inseriscono in veri e propri alveoli, ma solo gli incisivi possiedono radici ben sviluppate. Gli altri, interni e esterni, sono situati in alveoli «come il tappo in un buco». La crescita avviene per sostituzione, il nuovo dente si forma sotto il vecchio, nella medesima posizione o in una zona molto prossima.*

Anche lo studio dell'anatomia del cranio fu effettuato da Meyer in modo molto dettagliato, basandosi soprattutto su un esemplare di *Placodus gigas* (figurato alle tavole 26 e 27) nel quale le suture erano particolarmente ben conservate (pagg. 188-190):

L'osso nasale debolmente convesso, abbastanza fortemente declive in avanti, è un osso impari (...) Il frontale è un osso pari ed è escluso dalla formazione dell'arcata orbitale dal prefrontale e dal postfrontale; si distingue comunque da quello di hypsiceps perchè si spinge in prossimità dell'orbita con una sporgenza angolosa, a causa della quale risulta anche più largo. È collegato, analogamente a quanto avviene in Placodus hypsiceps, col nasale, col prefrontale, col postfrontale e con il parietale. La sua lunghezza è di 0,047 [25]*. La sutura fra il frontale e il parietale presenta delle frastagliature lunghe e strette, che divengono più semplici verso l'esterno. Il parietale, che corrisponde in lunghezza al frontale se misurato a partire dall'incavo posteriore, è un osso impari. Non è dato riconoscere se esso prende parte alla formazione della biforcazione posteriore e per quale tratto. Anteriormente, dove viene a contatto con il frontale e con il postfrontale, misura 0,037 di larghezza; la larghezza minore si osserva in corrispondenza delle fosse temporali. Il foro parietale si trova poco più indietro del margine anteriore della fossa temporale ed è regolarmente ovale, con una lunghezza di 0,075 ed una larghezza di 0,05* [26]*. Il postfrontale sembra essere separato dal temporale da una sutura che corre dal margine anteriore della fossa temporale a quello posteriore dell'orbita, per quanto pare di capire dalla parte sinistra del cranio; esso non dovrebbe quindi prendere parte alla formazione del margine esterno della fossa temporale, che risulta dannaggiato proprio nella regione dove avrebbe dovuto trovarsi la sutura. Il margine di questa fossa è tale che non si è riusciti a ricostruire esattamente le sue caratteristiche. In base alla precedente ipotesi il prefrontale dovrebbe essere più grande del postfrontale. All'angolo anteriore della cavità orbitale esso forma una sporgenza verso l'esterno dell'arcata sopracigliare, che qui è notevolmente sporgente, come se la parte superiore del margine dell'orbita, in visione dorsale, non formasse un arco ma un singolo angolo quasi retto.*

Fra le orbite il cranio è leggermente infossato, più fortemente nella metà posteriore del frontale; la sutura mediana è tuttavia alquanto rilevata, così che si ha l'impressione di una carena mediana che, spingendosi indietro sul parietale, formi un contorno rilevato della fossetta parietale; dietro questa il rilievo tende a scomparire, per poi divenire leggermente sulciforme nella regione dell'incavo posteriore e per confondersi definitivamente nella biforcazione. A seguito di ciò il parietale sembra debolmente rilevato attorno alla fossetta. La depressione dell'osso parietale si prolunga verso l'esterno sul postfrontale, la cui parte anteriore interna appare distintamente approfondita, ciò vale in minor grado anche per la

---

[25] Le misure sono espresse in metri.

[26] Queste due misure sono espresse in decimetri.

parte posteriore interna del prefrontale. Queste caratteristiche sono proprie del cranio, e non derivano da fattori meccanici esterni.

La metà superiore del margine interno dell'orbita risulta intaccata a partire dall'angolo anteriore, con le intaccature che decrescono gradualmente di evidenza all'indietro, fino a scomparire.

Del prefrontale, soprattutto sul lato destro del cranio, si riesce a distinguere anche il margine inferiore, ove l'osso giunge in contatto con lo jugale e il mascellare, in modo del tutto analogo a quanto succede negli altri crani del genere Placodus.

Anche la parte posteriore della sutura fra il mascellare e lo jugale è ben conservata. Si riconosce che lo jugale dietro l'orbita diventa più largo, vale a dire più alto, e quindi si può ritenere, a dispetto del danneggiamento della zona interessata, che anche il postfrontale presenti un analogo andamento, come è accennato anche in Placodus hypsiceps.

In norma posteriore il cranio è alquanto trapezoidale, poichè si restringe verso l'alto; qui ha una larghezza di 0,105. Nel cranio in norma dorsale non si vede niente dell'occipitale, a causa della sua posizione rientrante. Il forame occipitale, che giunge sino a 0,022 dalla superficie dorsale del cranio, si trova per la maggior parte nella metà superiore del cranio; esso è tuttavia pieno di roccia, per cui appare più grande di quanto non doveva essere in realtà. Nello stato attuale esso misura 0,02 di altezza e 0,017 di larghezza; a parte il suo margine superiore, subrettilineo, ha un contorno complessivamente ovale. La parte superiore del forame sembra trovarsi su una piastra triangolare formata dalla parte superiore dell'occipitale; di questo si riesce a distinguere una sutura con una piastra ossea soprastante, di cui non si riesce a capire se sia da attribuire agli occipitali laterali, poichè le suture si confondono con le carene che si osservano ai lati del forame. Ben distinte sono invece le suture fra gli occipitali laterali e l'occipitale inferiore. Quest'ultimo si prolunga solo per un breve tratto al di sotto del margine del forame, e consta di un processo articolare fortemente danneggiato, di cui pare di poter riconoscere una semplice convessità e un paio di ali dirette verso il basso. Gli occipitali laterali sembrano estendersi ai lati del forame per una larghezza complessiva di 0,063. Alle loro estremità esterne sembra trovarsi la regione dove si incontrano l'osso timpanico e il temporale o il mastoideo, di cui sembra di vedere alcune tracce di suture.

La parte inferiore di questo cranio sembra assai importante, perchè lo spazio dietro ai denti risulta ben scoperto. È possibile rilevare che questo tratto non è solo incavato ad arco all'indietro, ma anche che consta di due coppie di piastre, una anteriore con i denti palatini ed una posteriore, separata poco dietro i denti da una sutura debolmente arcuata, in cui si trova l'incavo posteriore, La parte anteriore dovrebbe essere l'osso palatino, la posteriore lo pterigoideo. Mi sembra di poter osservare tracce di suture nel punto più stretto che misura 0,067, dove il palatino termina con uno stretto processo che lo collega con l'osso ad esso adiacente verso l'esterno.

Per quanto riguarda infine le affinità dei placodonti, ritenuti ormai rettili, Meyer non fu particolarmente esplicito, limitandosi a vaghe comparazioni con i generi *Simosaurus* (Sauropterygia, Nothosauria) e *Pistosaurus* (Sauropterygia, Plesiosauria) e con i dicinodonti del Triassico sudafricano (Therapsida, Anomodontia).

Le discussioni sui placodonti non si arrestarono dopo la pubblicazione della grande monografia di Meyer. Questi rettili, divenuti ormai elementi caratteristici della fauna triassica tedesca, furono oggetto di ulteriori analisi da parte di vari autori. Von Alberti (1864), per esempio, discusse sulla possibile sinonimia fra *Placodus gigas* e *Placodus andriani*, sostenendo, come Braun (1862), che (pag. 227)

Placodus gigas è da considerare solo come un Placodus andriani senza la parte anteriore della mascella così che entrambi cadono in un'unica specie.

Meyer, qualche anno dopo (1868), pubblicò un cranio completo ma privo della mandibola, di *Placodus gigas*, un cranio lungo circa 20 cm, di proprietà del signor Kranz di Bonn, rinvenuto a Bayreuth.

Questo era il primo cranio completo di *Placodus gigas* fino ad allora rinvenuto e permise perciò a Meyer una dettagliata analisi dell'anatomia.

Grazie a questo cranio egli stabilì definitivamente che i *Placodus* posseggono su ciascun lato del cranio tre denti incisivi impiantati sulle ossa premascellari, quattro molari portati dalle ossa mascellari e tre palatini che poggiano sulle ossa palatine. Per quanto poi riguarda le suture fra le varie ossa, il cranio permise di stabilire

... il decorso della sutura fra l'intermascellare da un lato e il mascellare e il nasale dall'altro, e la sutura fra gli ultimi due al bordo anteriore dell'apertura nasale, infine la sutura che delimita il frontale con tutto il suo contorno.

Particolarmente evidente — egli scrisse (pag. 51) — *è il decorso della sutura fra la mascella e lo jugale, e fra lo jugale e il temporale, e sembra di poter riconoscere anche la sutura tra il temporale e il timpanico. Questa sembrerebbe dirigersi, leggermente arcuata verso l'esterno, indietro e in basso, ad una certa di-*

stanza dal margine della fossa temporale formata dal temporale, e sembrerebbe delimitare in questa zona la regione del processo articolare della mandibola e il timpanico che circonda la regione uditiva; le estremità posteriori arrotondate del cranio dovrebbero ascriversi soprattutto al temporale.

CHI ISTITUÌ L'ORDINE PLACODONTIA?

Con la monografia di Meyer i placodonti cominciarono dunque ad essere ritenuti dal punto di vista sistematico un gruppo di rettili ben preciso, seppure limitato nel tempo (a quell'epoca si riteneva che fossero tutti del Muschelkalk ad eccezione di *Placodus impressus* proveniente da Buntsandstein superiore) e nello spazio (poichè i reperti retici non erano considerati placodonti, a quell'epoca questi animali erano segnalati solo in giacimenti tedeschi).

A questo punto è necessario stabilire a quale autore debba attribuirsi la paternità dell'ordine Placodontia, in cui questi animali sono stati riuniti fino a tempi molto recenti ([27]).

L'ordine Placodontia fu attribuito da Kuhn (1961 e 1969) a Richard Owen. Tale attribuzione non è corretta: Owen nel suo lavoro del 1858 non istituì per i placodonti nessun gruppo, e il nome *Placodi* fu da lui usato in quattro occasioni (pagg. 171, 173, 177 e 179) non come indicativo di un gruppo sistematico, quanto evidentemente come semplice plurale latino di *Placodus*. D'altro canto il termine complessivo di «placodonti», per indicare tutti i *Placodus* era diffuso a quei tempi non dal punto di vista sistematico. Braun usò per esempio sia il termine *Placodi* (1862, pag. 15), sia il termine *Placodonten* (1863, pag. 7). Lo stesso Owen non considerò i placodonti come un ordine separato nel suo lavoro del 1860, lavoro cui probabilmente fece riferimento Kuhn nell'attribuire l'ordine al paleontologo inglese. In tale lavoro il genere *Placodus* fu infatti attribuito all'ordine Sauropterygia.

A sua volta Meyer, cui molti autori ed anche Kuhn nel 1933 hanno attribuito l'ordine *Placodontia*, istituì nel 1863 con il nome *Placodontes* (pag. 179) una famiglia, dividendola a sua volta nei due gruppi dei *Macrocephali* (comprendente le specie del genere *Placodus*) e *Platycephali* (comprendente le specie del genere *Cyamodus*). Tali due gruppi avevano allora evidentemente valore sistematico di livello generico, anche se corrispondono oggi a due sottordini diversi.

Quella del Meyer fu la prima suddivisione sistematica dei placodonti.

Il nome *Placodontia* fu utilizzato per la prima volta con preciso significato sistematico da Gürich nel 1884 (pag. 136) per indicare un gruppo di livello analogo a *Nothosauria, Lacertilia* e *Labyrinthodontia,* e cioè un gruppo almeno a livello di ordine o di sottordine.

Nel III volume «Vertebrata» dell'*Handbuch der Palaeontologie* (1887-1890) Zittel riportò il sottordine *Placodontia,* attribuendolo al Meyer.

Nel 1907 Jaekel (pag. 78) riunì i placodonti nel sottordine *Placodonta* (che ritenne analogo alla famiglia *Placodontes* di Meyer) comprendente le famiglie *Placodontidae* (= *Macrophali* (sic!) Meyer) e *Placochelidae* (= *Platycephali* Meyer).

Sempre Jaekel nel 1910 (pagg. 328 e 335) elevò i placodonti a ordine con il nome di *Placodonti,* attribuendogli le famiglie *Hemilopadidae* ([28]), *Placodontidae* e *Placochelydae.* Tale ordine venne infine mantenuto da Woodward con il nome *Placodontia* nell'edizione inglese del trattato di Zittel (1932, pag. 282).

Da quanto detto escluderemmo senz'altro la possibilità di attribuire l'istituzione dell'ordine placodonti a Owen e proporremmo due possibili soluzioni.

La prima soluzione consisterebbe nell'attribuire a Gürich (1884) l'ordine (o il sottordine) *Placodontia,* poichè egli fu il primo che usò il nome in questa forma con un preciso significato sistematico, si seguirebbe in questo caso la normale priorità di data.

La seconda soluzione consisterebbe invece nell'attribuire l'ordine a Meyer (1863), seguendo una priorità morale e tenendo conto che egli istituì allora una semplice famiglia comprendente però tutti i placodonti allora conosciuti, fra i quali egli aveva individuato i gruppi che sarebbero in seguito diventati i due sottordini Placodontoidea e Cyamodontoidea.

([27]) Nel 1969 O. Kuhn elevò i placodonti a livello di sottoclasse, con il nome di Placodontomorpha, mantenendo tuttavia l'ordine Placodontia, come unico ordine della sottoclasse.

([28]) Non siamo riusciti a capire che cosa sia la famiglia *Hemilopadidae.* Il genere *Hemilopas,* cui forse la famiglia citata da Jaekel si riferisce, è un pesce del Muschelkalk della Slesia superiore. Il genere fu istituito da Meyer nel 1847 (*Neues Jb. Min.,* pag. 574).

UN PLACODONTE RETICO: IL *PLACODUS ZITTELI*

Dieci anni dopo l'ultimo lavoro di Meyer, e cioè nel 1878, un nuovo placodonte venne alla luce. In una piccola nota ad un lavoro relativo a organismi fossili del tutto differenti dai placodonti, il paleontologo tedesco L. Ammon descrisse e figurò un dente ovale, lungo 33 mm, dotato di una debole depressione centrale, del tutto differente perciò dai denti di tutte le altre specie di placodonti fino ad allora conosciute. Questo dente, trovato nel Triassico superiore (Plattenkalk) di Ansetzberg presso Partenkirken, rappresentava per quell'epoca ([29]) il primo vero rinvenimento di un placodonte nei terreni del Triassico superiore.

Questo dente – scrisse Ammon (pag. 53) – *di cui aggiungo un disegno in xilografia, ha una lunghezza di 33 mm e una larghezza di 24 mm. La sua forma è ovale. Un bordo decorre a forma di arco di cerchio, l'altro è meno arcuato e alla sua estremità più appuntita presenta una lieve rientranza. La sua superficie è piatta, coperta da uno strato di smalto lucente bruno scuro. Nella parte mediana si trova una debole depressione, nella quale sono visibili deboli solchi ramificati a decorso radiale, che si dipartono dalla linea mediana parallela alla direzione longitudinale del dente. La parte che sta tra la depressione e il bordo è per una metà piuttosto arrotondata e lucida, mentre la parte che corrisponde al bordo meno arcuato è al contrario più appiattita e meno convessa, superiormente coperta da piccoli solchi ondulati che danno a questa parte un aspetto zigrinato.*

Le caratteristiche inusuali di questo dente indussero Ammon a istituire una nuova specie, il *Placodus zitteli,* cui egli attribuì anche i due denti del Retico lombardo figurati anni prima da Cornalia e molto simili, e altri piccoli denti rinvenuti dallo stesso Ammon assieme all'esemplare figurato.

L'appartenenza del dente ad un rappresentante dei placodonti – aggiunse Ammon – *dovrebbe essere fuori di dubbio. Denti di Placodus con una simile depressione sulla superficie di masticazione li incontriamo negli strati superiori di arenaria a Zweibrücken (Placodus impressus Ag.). La specie oggetto di questa nota era ancora priva di nome, perciò scelgo per essa in questa occasione il nome di* Placodus Zitteli *in onore del Prof. Dr. Zittel di Monaco. Dagli stessi depositi dai quali proviene il pezzo in questione, provengono anche altri denti più piccoli che presentano nel mezzo una depressione ancora più forte e sono identici al dente disegnato da Stoppani (Cornalia) nella sua Pal. lombard. 3 serie attribuito a un Pycnodus o a un Cyclodus ma senza alcuna determinazione a livello specifico. Forse anche questi appartengono alla nostra specie.*

([29]) Ricordiamo che il genere retico *Psephoderma* non era allora ritenuto un placodonte e che i due denti del retico italiano descritti da Cornalia erano fino ad allora passati sotto silenzio.

LE AFFINITÀ DEI PLACODONTI

Dal 1878 sino all'inizio del novecento le ricerche sui placodonti non portarono grandi novità; nel corso degli ultimi venti anni del secolo vennero descritte alcune nuove specie e furono rinvenuti frammenti di corazza che sarebbero in seguito stati attribuiti a questo gruppo di rettili. La discussione generale sui placodonti tuttavia proseguì. In particolare iniziò fra gli specialisti l'interesse per le relazioni di questi animali con gli altri rettili.

Il problema reppresentato dalle affinità dei placodonti, già sollevato da Owen, da Meyer e da Braun, fu discusso nuovamente da Gürich nel 1884 senza tuttavia risultati apprezzabili: vale tuttavia la pena di ricordare che egli considerò i placodonti come un gruppo sistematico di alto livello e che diede ampio spazio all'idea di Huxley ([30]) che i placodonti si avvicinassero all'*Hatteria, genere recente della Nuova Zelanda del tutto isolato* per una certa analogia nella dentatura, nonostante la struttura del cranio molto diversa:

anche Hatteria – scrisse (pag. 140) – *possiede due serie di denti palatini che però sono molto più piccoli che nei placodonti.*

Tale discussione fu effettuata in occasione del ritrovamento e della descrizione di un nuovo cranio di *Cyamodus* nel Muschelkalk inferiore di Steinbruck presso Tarnowitz nella Slesia superiore, un cranio su cui Gürich istituì la nuova specie *Cyamodus tarnowitzensis,* distinguentesi dalle altre specie note del genere per l'andamento delle suture del cranio e per la presenza di un dente premascellare si-

([30]) Gürich non cita in quale occasione o in quale lavoro Huxley ha espresso questa opinione circa i placodonti.

tuato a formare una serie continua con i denti mascellari (Lydekker 1890).

Nuove discussioni sui placodonti furono effettuate nel 1886 da Deecke e da Baur (che considerava lo *Psephoderma* un chelone) ([31]) e da Lydekker nel 1890 (che riportò l'elenco con le sinonimie aggiornate del materiale del British Museum studiato da Owen), e ancora da Baur nel 1890. In quest'ultimo lavoro Baur avvicinò la corazza dello *Psephoderma* a frammenti di corazza rinvenuti a Hoheneck (che costituirono poi il genere *Psephosaurus*) e discusse brevemente della possibilità che le due corazze non appartenessero al gruppo dei cheloni, ma fossero invece resti di notosauri corazzati, avendo notato che tali forme si rinvengono in terreni nei quali mancano veri cheloni, e nei quali sono invece presenti numerosi resti di notosauri.

La sistematica, l'anatomia e le affinità dei placodonti furono nuovamente discusse da Karl von Zittel ([32]) nel 1887, nel suo *Handbuch der Palaeontologie.* La mancanza di resti dello scheletro postcraniale non rendeva certo agevole a quel tempo lo stabilire le parentele di questi rettili ([33]): nonostante ciò Zittel, basandosi solo sull'anatomia del cranio, fu del parere che il sottordine Placodontia dovesse essere attribuito all'ordine Theromorpha, come aveva già ipotizzato, peraltro molto blandamente, Meyer nel suo lavoro del 1863.

La composizione del cranio (dei placodonti) – scrisse Zittel (pag. 566) – *ricorda molto quella degli Anomodontia e dei Theriodonta. Come in questi, l'arco temporale è fuso con l'arco jugale in una larga parete laterale posteriore del cranio. L'osso quadrato è saldato allo squamoso e allo jugale e termina in un prominente condilo trasversale. Non vi è un quadrato-jugale separato. Un carattere sorprendente è l'unione degli pterigoidei e dei palatini in una placca ossea orizzontale che occupa quasi tutta la faccia inferiore del cranio e porta i grandi denti appiattiti. Mentre le orbite e le narici esterne hanno pressapoco lo stesso sviluppo e la medesima posizione che nel Dicynodon, le coane interne sono riunite e spostate molto in avanti.*

Al sottordine dei placodonti Zittel attribuì i due generi *Placodus* (con le specie *Pl. gigas, Pl. andriani, Pl. quinimolaris, Pl. hypsiceps, Pl. impressus* e *Pl. zitteli*) e *Cyamodus* (con le specie *C. rostratus, C. münsteri* e *C. laticeps*). Ai placodonti egli invece non potè attribuire il genere *Psephoderma* di cui era conosciuta, come abbiamo già detto, solo la corazza: questo genere fu perciò classificato fra i cheloni della famiglia Dermochelydidae.

Parlando dello *Psephoderma* Zittel scrisse (pag. 519):

Frammenti di corazza dello stesso genere sono noti anche negli strati retici dell'Inghilterra, della Lombardia (alludendo allo *Psephoderma anglicum* e al frammento di corazza pubblicato da Curioni nel 1863) *e del Lettenkhole di Hoheneck* (alludendo ai resti su cui Fraas avrebbe istituito nel 1896 la specie *Psephosaurus suevicus*).

([31]) Baur sosteneva che gli antenati delle tartarughe terrestri dovevano aver avuto una corazza formata da numerosissime piastre, fusesi poi a formare le piastre più grosse e meno numerose presenti nelle tartarughe moderne. Lo *Psephoderma,* dotato di una corazza formata da almeno 193 piastre, era probabilmente uno di questi antenati delle tartarughe e doveva quindi essere classificato tra i Testudinata.

([32]) Karl Alfred von Zittel nacque a Bahlingen nel Baden il 25 settembre 1839. Interessato a ricerche di paleontologia e geologia fin dalla prima giovinezza, iniziò i suoi studi universitari a Parigi e li concluse a Vienna, dove si laureò nel 1863. Fu nominato a soli 27 anni professore ordinario di paleontologia all'Università di Monaco e conservatore della Collezione Paleontologica di Stato. In questa sede percorse le tappe di una brillante carriera accademica: fu nominato rettore dell'università nel 1880 e presidente dell'Accademia Bavarese delle Scienze nel 1899. Morì, ancora in carica, il 5 gennaio 1904. La produzione scientifica di von Zittel include lavori d'insieme di ampio respiro, primo fra tutti il suo *Handbuch der Palaeontologie,* e innumerevoli e spesso fondamentali contributi alla conoscenza di numerosi gruppi, sia di invertebrati (soprattutto ammoniti e spugne), sia di vertebrati, in primo luogo rettili.

([33]) Come già accennato (pag. 47 nota 9) Zittel non era alieno (sebbene non lo ammettesse apertamente) dall'attribuire ai placodonti le lunghe vertebre di *Tanystropheus* presenti nel Muschelkalk di Bayreuth che *non potevano venire attribuite né a Nothosaurus, né ad alcun altro genere di sauri . . .*

LO *PSEPHOSAURUS SUEVICUS* E ALTRE CORAZZE DI DIFFICILE INTERPRETAZIONE

Un nuovo frammento di corazza, rinvenuto presso Dogna in Friuli, fu descritto da Francesco Bassani ([34]) nel 1892. Si trattava di un frammento

costituito – scrive Bassani (pagg. 286-287) – *in gran parte da due piastre, un po' rotte al margine esterno, quasi circolari o, per dir meglio, irregolarmente esagonali. Il loro diametro maggiore è di venticinque millimetri; il minore, di ventidue. Lo spessore agli orli ne misura circa quattro; nel mezzo, sette. La superficie inferiore è ricoperta dalla roccia, nè può essere messa a nudo senza guastare l'esemplare. La superiore, rilevata, offre nel mezzo una lieve carena, mal definita e diretta nel senso del diametro minore. A poca distanza da questa carena partono e scendono – leggere, lievemente tortuose, a quando a quando interrotte e talvolta forcute – numerose strioline raggiate, che giungono fino alla base delle piastre. La superficie in discorso, specie nel tratto di mezzo, si mostra inoltre finemente punteggiata. Queste due piastre, che son le maggiori, sono fiancheggiate da altre, molto più piccole e assai meno rilevate. Da un lato ve n'ha quattro, pochissimo conservate; dall'altro, otto, disposte in due serie: tre, che sembrano intere, nella serie interna; cinque, spezzate esternamente, nell'altra. Delle tre interne, le due laterali sono lunghe undici millimetri e larghe sette, mentre quella mediana ha la lunghezza di nove e la larghezza di cinque. Tutte, poi, presentano la superficie percorsa da strie irregolari e da piccoli pori. Esse sono fissate tra loro per mezzo di suture, come nelle testuggini.*

Il frammento, rinvenuto nel calcare marnoso del Keuper, venne attribuito da Bassani al genere retico *Psephoderma (Ps. cfr. alpinum)*. In realtà quella di Bassani fu un'attribuzione errata: il frammento di corazza di Dogna, con grandi piastre coniche assai alte, circondate da piccole placchette irregolari, è ben differente infatti dalla struttura a osteodermi esagonali dello *Psephoderma*, mentre è del tutto simile alla corazza di un altro placodonte corazzato, il *Placochelys placodonta* del Keuper ungherese, una specie non nota ai tempi di Bassani e che costituirà nei primi ani del novecento la più importante scoperta nell'ambito di questi rettili, poichè fu proprio grazie al suo rinvenimento che si scoprì l'esistenza di placodonti dotati di corazza e si poterono quindi attribuire a questo gruppo di rettili le varie corazze rinvenute.

Poichè i placodonti corazzati non erano ancora noti a quel tempo, la corazza di *Psephoderma alpinum* e i pochi altri frammenti analoghi conosciuti rappresentavano in quegli anni un problema di non facile soluzione. Si discuteva cioè se tali corazze del tutto inusuali appartenessero a un chelone (Zittel 1887), a un rettile del tutto nuovo e sconosciuto (Meyer 1858) o se fossero invece da attribuirsi – come si disse più tardi – ad un qualche notosauro (Fraas 1896).

Per Dames, che nel 1894 effettuò un'ampia discussione sull'argomento, il problema rimase insoluto

Psephoderma – egli scrisse (pag. 25) – *rimane per ora del tutto isolato come un enigma irrisolto tra i vertebrati fossili.*

Il lavoro di Dames è particolarmente interessante. Egli infatti per primo analizzò in sezione sottile la struttura delle piastre ossee della corazza dello *Psephoderma* e confrontò questa struttura con quella delle ossa del carapace del chelone dermochelide *Psephophorus*, giungendo alla conclusione che si trattava di strutture diverse. Le ossa dello *Psephoderma* erano infatti caratterizzate, secondo il suo parere, da lacune allungate irregolari, analogamente a quanto avviene nelle ossa dei notosauri.

Se in base alla struttura delle ossa lo *Psephoderma* non era per Dames un chelone, esso probabilmente non era però neppure un notosauro. Egli infatti notò che i notosauri sono diffusi dappertutto nel Trias e che sono gli unici rettili cui, per le dimensioni, poteva adattarsi la corazza dello *Psephoderma*. Tuttavia in molti giacimenti in cui si trovano abbondanti resti di notosauri non si rinviene nessuna corazza analoga a quella dello *Psephoderma*, se si fa eccezione per i frammenti rinvenuti nel Lettenkohle di Hoheneck, e cioè i frammenti, già citati da Zittel e da Baur, sui quali verrà istituito da Fraas lo *Psephosaurus suevicus*.

Come si è detto, Zittel nel 1887, Baur nel 1886 e Dames nel 1894 avevano segnalato nella *Dolomite di Hoheneck* in Svevia la presenza di frammenti di corazza di un rettile analogo allo *Psephoderma alpinum* di Meyer.

([34]) Francesco Bassani (1853-1916), nato a Thiene in provincia di Vicenza, studiò a Padova, a Vienna, a Parigi con Gaudry e a Monaco con Zittel. Nel 1887 divenne professore di geologia all'Università di Napoli. Per quanto riguarda la paleontologia studiò soprattutto i pesci fossili, fra cui quelli triassici di Besano e di Giffoni.

Nel 1896 Fraas ([35]) istituì su questi frammenti la nuova specie *Psephosaurus suevicus*, che egli non attribuì ai cheloni, ma che preferì avvicinare invece, in base ad alcune considerazioni, ai notosauri.

Già le più recenti ricerche di Baur e di Dames – scrisse Fraas (pag. 14) – *tendono alla separazione di* P. alpinum *dal gruppo delle tartarughe e in modo particolare l'abbondanza a Hoheneck sembra indicare un'appartenenza ai notosauri. Tale ipotesi sembra confermata da un lato dalla presenza insieme a* Nothosaurus, *e dall'altro dalla mancanza totale di resti di tartarughe tra l'abbondante materiale che ho esaminato. Dall'affermare l'appartenenza di questa specie al* Nothosaurus chelydrops, *mi trattiene finora solo la mancanza di reperti in cui le piastre si trovino in relazione a altre parti scheletriche.*

La corazza di *Psephosaurus suevicus* era in effetti analoga ma diversa da quello dello *Psephoderma alpinum:*

questa – scrisse Fraas a questo riguardo – *si può paragonare solo a quella dello* Psephoderma alpinum *V. Mey, con la quale ha in comune la struttura a piastre poligonali. Qui, come su quella, sulla corazza (...) si elevano grandi piastre fortemente convesse che sono ordinate in più linee arcuate. Queste grandi piastre, a differenza di* Psephoderma alpinum, *sono circondate da piccole piastrine poligonali che riempiono anche gli intervalli della corazza. Non sono osservabili lacune come in* Psephoderma alpinum ([36]).

([35]) Eberhard Fraas (1862-1915) nacque a Stoccarda, studiò a Lipsia e a Monaco con Karl Zittel. Nel 1891 divenne assistente presso il Gabinetto Naturalistico di Stoccarda e nel 1894 conservatore. Si occupò soprattutto di vertebrati fossili, fra cui studiò soprattutto gli ittiosauri, i plesiosauri e i notosauri. Effettuò ricerche in Egitto e in quella che era allora l'Africa del Sud Ovest, a seguito delle quali pubblicò importanti lavori sui cetacei e sui dinosauri.

([36]) Nello stesso lavoro Fraas descrisse, sulla base di alcuni denti, una nuova specie di *Placodus:* il *Placodus duplicatus.* I denti in questione tuttavia sono denti di pesce e non di un placodonte, la specie non ha quindi alcun valore (Kuhn 1933).

Fraas attribuì inoltre ai placodonti le lunghe vertebre di *Tanystrophaeus conspicuus* del Muschelkalk tedesco.

Le lacune cui fa cenno Fraas sono erosioni più o meno circolari che incidono la corazza dello *Psephoderma alpinum.* Tali erosioni sono state osservate anche sulle corazze di placodonti retici lombardi rinvenuti in questi ultimi anni; si ritiene siano dovute ad attacco di parassiti.

LA SCOPERTA DEI PLACODONTI CORAZZATI

Fra il 1899 e il 1900 il prof. Desiderius Lackzo, insegnante al ginnasio di Veszprém, rinvenne negli scisti del Keuper inferiore affioranti nel *Jerusalemer Berg* presso Veszprém (Montagna di Bakony in Ungheria) alcuni resti di un placodonte. Questi resti comprendevano un cranio completo della mandibola e dotato di denti simili a quelli dei placodonti già noti, ossa degli arti e dello scheletro postcraniale, e i frammenti di una robusta corazza dorsale. Tutti questi pezzi furono inviati, tramite il prof. V. Loczy di Budapest, a Otto Jaekel ([37]) a Berlino.

Nel 1901 Jaekel comunicò la notizia del rinvenimento del nuovo placodonte, cui diede il nome di *Placochelys.*

Il rinvenimento era importante poichè dimostrava l'esistenza di placodonti dotati di una robusta corazza e perchè per la prima volta erano stati rinvenuti assieme il cranio e abbondanti resti dello scheletro postcraniale appartenenti presumibilmente ad uno stesso individuo.

Da un lato il cranio di questo nuovo placodonte sembrava mostrare a Jaekel affinità con i rincosauri del Keuper inglese, e in particolare con il genere *Hyperodapedon* ([38]), dall'altro la corazza dimostrava, assieme ad altre caratteristiche dello scheletro, una parentela fra i placodonti e le tartarughe:

([37]) Otto Jaekel nacque il 21 febbraio 1863 a Neusalz an der Oder. Allievo dell'Accademia di Cavalleria di Liegnitz, abbandonò nel 1883 la carriera militare per dedicarsi alla geologia; dopo aver studiato a Strasburgo ed a Londra, si laureò nel 1890 a Berlino, nella cui Università venne nominato professore straordinario nel 1894.

Dotato di un carattere polemico che gli valse non poche inimicizie, dovette rinunciare a causa di intrighi alla nomina a professore ordinario all'Università di Vienna. Assunse nel 1906 la carica di professore ordinario all'Università di Greifswald, carica che abbandonò nel 1928 per accettare un incarico all'Università di Canton in Cina. Qui morì l'anno seguente (6 marzo 1929) dopo una fulminea malattia.

La produzione scientifica di Jaekel (oltre 200 lavori) è dedicata soprattutto ad echinodermi, placodermi e rettili, con particolare riguardo ai placodonti.

([38]) Placodus, Cyamodus *e* Placochelys – scrive Jaekel – *formano una serie che è caratterizzata dalla riduzione della dentatura e dalla concentrazione dei suoi resti sui palatini. Secondo ogni verosimiglianza i Rincosauri del Keuper superiore dell'Inghilterra si collegano strettamente a* Placochelys. *La singolare dentatura dell'*Hyperodapedon *dovrebbe essere ricondotta alla scomparsa dei grossi denti palatini dei placodonti ... La conformazione sdentata del muso di* Hyperodapedon *è gia preformata nel* Placochelys.

Placochelys – affermò Jaekel nella conclusione della sua comunicazione (pag. 57) – *non può che essere una tartaruga primitiva che per la sua dentatura sta alle tartarughe attuali come l'Archaeopteryx sta agli uccelli di oggi.*

Nella discussione che seguì la comunicazione di Jaekel, Fraas obiettò però di non essere d'accordo con il paleontologo di Berlino: *Placochelys* non era, secondo lui, un chelone primitivo, ma una forma molto specializzata e ben adattata alla vita acquatica, le cui affinità con i rincocefali e i notosauri potevano dimostrare l'origine comune di questi due gruppi.

La descrizione dettagliata dei resti di *Placochelys* fu pubblicata da Jaekel nel 1902. Questo lavoro contiene l'istituzione della specie *Placochelys placodonta* (così chiamata *in considerazione della importanza della sua dentatura nell'ambito delle tartarughe e della sua appartenenza ai placodonti*), una dettagliata analisi dei resti fossili e alcune considerazioni sulle possibili affinità della nuova specie e dei placodonti in generale.

Questi, secondo Jaekel, non possono essere avvicinati agli anomodonti, come aveva fatto Zittel, *con i quali vi è in comune solo la forte riduzione del numero dei denti,* mentre *la struttura e l'ordinamento degli stessi è completamente diversa nei due gruppi e non permette da sola di stabilire una parentela* ... Invece, dice Jaekel, *Placochelys* e ancor più *Placodus* si avvicinano nella struttura del cranio e delle estremità a *Nothosaurus* e *Pistosaurus,* cui già Owen aveva avvicinato i placodonti. *Tuttavia* – egli continua – *la maggiore importanza della nuova forma si trova indubbiamente nella sua posizione ancestrale rispetto alle tartarughe* (pag. 135).

Jaekel rimaneva cioè dell'idea già espressa nel lavoro del 1901: *Placochelys* dimostrava che i placodonti erano alla base dell'origine delle tartarughe. Questa convinzione derivava dalla struttura della corazza (non dalla sola presenza della corazza) che

mostra in tutti i punti caratteri delle vere tartarughe e cioè *l'allargamento dorsale delle costole come supporto per la corazza dermica, la presenza di un acuminato margine laterale, la formazione di una corazza ventrale di tipo cheloniano attraverso l'accostamento di formazioni dermiche ventrali alle vere costole* (39), *la scavatura delle vertebre endotecali simile a quella delle tartarughe.*

La corazza del *Placochelys* non era tuttavia per Jaekel identica a quella delle tartarughe, ma era sulla via di diventarlo, non vi era cioè una diretta affinità fra la nuova specie di placodonte e il genere *Dermochelys,* come aveva prospettato egli stesso in un primo tempo:

la mia prima impressione – scrisse infatti (pag. 144) – *che le affinità fra* Placochelys *e* Dermochelys *fossero basate su una parentela diretta, si è rivelata presto dopo studi accurati un errore. La somiglianza esterna di entrambi si basa sulla ricomparsa di un carattere atavico che corona la storia evolutiva molto ricca di cambiamenti biologici e morfologici delle tartarughe.*

Il *Placochelys placodonta* del Keuper ungherese era un reperto del tutto nuovo e, soprattutto, molto completo rispetto ai placodonti fino ad allora conosciuti. L'esemplare era perciò estremamente interessante e sembrava poter portare nuovi dati sulla conoscenza dei rettili placodonti. Era naturale perciò che il nuovo animale, ed i placodonti in generale, venissero discussi nell'ampio lavoro di Huene (40) sui rettili del Trias, pubblicato nel 1902, nello stesso anno cioè nel quale uscirono le due descrizioni preliminari di Jaekel sul *Placochelys placodonta.*

L'analisi di Huene, basata sui placodonti già noti da lungo tempo, quali *Placodus* e *Cyamodus,* e sul nuovo *Placochelys,* condusse l'autore ad alcune importanti deduzioni:

a) l'esistenza di placodonti corazzati, fra i quali erano da annoverare anche i generi *Psephoderma* e *Psephosaurus*;

b) una forte analogia fra placodonti e notosauri e fra placodonti e anomodonti, da cui derivò l'ipotesi che anche i notosauri, come i placodonti, potessero essere derivati dagli anomodonti;

c) l'inesistenza di legami di parentela fra i placodonti e il genere *Tanystropheus*;

d) l'assenza di una qualsiasi parentela fra i placodonti e i cheloni;

(39) Si tratta di osteodermi ventrali fusi con le gastralia. A questo riguardo bisogna ricordare che Jaekel (1907, tav. VI, figg. 6-8) considerò gli osteodermi come gastralia allargate e le vere gastralia come costole.

(40) Nato a Tübingen il 22 marzo 1875 da una famiglia nobile di origine lituana, Friedrich Freiherr von Huene dedicò quasi tutta la sua lunghissima esistenza (morì a Tübingen il 4 aprile 1969 ad oltre 94 anni di età) a studi paleontologici, favorito da un patrimonio personale che gli evitò la necessità di assumere cariche retribuite. Compì gli studi universitari in parte a Basilea ed in parte a Tübingen, dove si laureò nel 1899 con una tesi sui brachiopodi siluriani. Subito dopo, il suo interesse si focalizzò però sui rettili, di cui studiò a fondo tutti gli ordini ed a cui dedicò oltre 300 pubblicazioni fra il 1901 ed il 1964, compiendo innumerevoli viaggi di ricerca e studio in Europa, Nordamerica, Sudamerica ed Africa, intrattenendo intensi rapporti personali con molti fra i maggiori paleontologi dell'epoca.

e) l'appartenenza ai placodonti del genere *Eunothosaurus*.

Riteniamo interessante riportare per esteso la discussione di Huene relativa ai placodonti.

Il nuovo ritrovamento del Placochelys – scrive Huene (pagg. 16-20) – *nei Raiblerschichten di Veszprêm presso il Plattensee ha fornito nuovi dati interessanti che ricaviamo dalla descrizione provvisoria di Jaekel. L'intero dorso è* (*in* Placochelys) *corazzato, la corazza consta di piccole piastre poligonali con una punta mediana rilevata, tra le quali sono sparse piastre più grosse e più alte.* Psephoderma alpinum *e* anglicum *e* Psephosaurus suevicus *sono quindi, mi sembra, niente altro che dei pezzi di corazza dorsale di placodonti. Oltre a ciò risulta con sicurezza dalle poche vertebre cervicali e toraciche che il* Tanystrophaeus *non ha niente a che vedere con i placodonti, come era già stato osservato. Le costole hanno sezione triangolare con la superficie piatta in alto. Sono presenti costole ventrali. Infine è presente un pube quasi circolare. I principali pezzi scheletrici di questo nuovo ritrovamento sono così simili a* Nothosaurus *che in base alle nostre conoscenze sui notosauri finora insufficienti dovrebbero essere attribuiti a questi senza esitazione se venissero trovati isolati.*

Il cranio di Placochelys *ha posteriormente strutture simili a* Miolania ([41]). *I crani da lungo tempo conosciuti di* Placodus *e* Cyamodus ..... *mi sembrano indubbiamente in stretta relazione con gli anomodonti. È in particolare la parte posteriore del cranio che induce a questo pensiero. Il basioccipitale presenta entrambi i processi lobati verso il basso ai quali si connette il basisfenoide straordinariamente corto, come in* Rhopalodon *e* Dicynodon ([42]). *Gli esoccipitali formano il bordo laterale del foramen magnum estendendosi largamente in senso orizzontale verso i lati e giungendo presso il quadrato; essi prendono parte alla formazione del condilo. In* Rhopalodon *la situazione è quasi del tutto uguale. In* Dicynodon *gli esoccipitali sono molto più larghi. Il sovraoccipitale di* Placodus *è piccolo e a forma di tetto, in* Rhopalodon *è largo e esteso trasversalmente, in* Dicynodon *largo e alto.* Rhopalodon *possiede un grande interparietale che si insinua per un buon tratto fra i parietali, esattamente come in* Placodus, *solamente raggiunge la parte posteriore della volta cranica, proprio vicino al centro della fossa temporale iniziano i parietali. Anche in* Dicynodon *è presente l'interparietale. Gli squamosi in questi generi prendono parte anche alla formazione della parete dorsale del cranio. Gli opistoici non sono separati da suture. Gli pterigoidei, le cui ali posteriori sono fortemente ripiegate verso l'alto, sono ugualmente visibili su una grande superficie posteriormente in* Placodus *e* Rhopalodon, *in* Dicynodon *ciò non avviene. Nella struttura della parte posteriore del cranio si osserva quindi una completa corrispondenza fra* Placodus *e* Rhopalodon. *Anche la volta cranica e i fianchi del cranio possono essere paragonati. Entrambi i generi hanno piccoli parietali, e frontali contrapposti a grandissimi prefrontali. Del tutto diverso è invece il palato di* Placodus, Rhopalodon *e* Dicynodon. *Il vomere non compare nel* Placodus, *i palatini, i mascellari e i premascellari, tutti muniti dei grandi e ben noti denti a piastre e di incisivi, hanno una notevole estensione. Lo pterigoideo e il trasverso sono quasi totalmente arretrati. Questa differenza si spiega con la particolare struttura e funzione dei denti. È presente solo un'apertura nasale interna delimitata dal palatino, dal mascellare e dal premascellare. Come in tutti gli anomodonti vi è un'unica fossa temporale. Da quanto detto fino ad ora mi sembra che risulti l'appartenenza dei placodonti agli anomodonti. Seeley li considera persino come una suddivisione dei deuterosauri* ([43]). *Il fatto che negli anomodonti non si conoscano né una dentatura a placche né una corazza dermica non sono prove contro questa indicazione, poichè tali caratteristiche corrispondono direttamente a particolari modi di vita, e riservano semmai ai placodonti le caratteristiche di forme altamente specializzate; un carattere arcaico si riconosce nella mancanza di denti nel premascellare di* Placochelys *(che doveva essere munito di un becco corneo). È molto verosimile che i placodonti siano imparentati con* Deuterosaurus *e con* Rhopalodon, *anche se le differenze non solo del cranio, ma anche nello scheletro, sono abbastanza grandi da far sì che questa ipotesi non possa essere accettata incondizionatamente. Tuttavia anche nello scheletro non riesco a trovare nulla che contraddica questa diretta parentela. In ogni caso i placodonti sono fortemente adattati alla vita in acque costiere come indica la dentatura. Io non posso condividere l'opinione di Jaekel che considera i placodonti antenati delle tartarughe. Contro questa idea parla prima di tutto la struttura del palato, la pre-*

([41]) *Miolania (Meiolania)* è un chelone pleistocenico del sottordine Amphichelidia, superfamiglia Baenoidea.

([42]) *Rhopalodon* è un anomodonte dell'infraordine *Venyukoviamorpha* del Permiano medio europeo. *Dicynodon* è un anomodonte dell'infraordine *Dicynodontia* del Permiano medio e superiore del Sud Africa e del Permiano superiore d'Europa e d'Asia.

([43]) *Deuterosauridae,* famiglia di anomodonti tapinocefaloidei.

senza dell'interparietale e forse anche la presenza delle costole ventrali. Anche la stratigrafia richiede una certa considerazione. Chelyzoon (44) *del Muschelkalk e* Proganochelys *del Keuper superiore sono le tartarughe più vecchie, i placodonti si trovano invece dal Muschelkalk (Slesia superiore) fino al Retico (Schönthal, Baviera superiore, Lombardia, Sommersetshire); tartarughe completamente formate (Cryptodira e Pleurodira) compaiono dunque già molto prima dell'estinzione dei placodonti, anzi sono più o meno contemporanee ad essi. Io ritengo i placodonti un ramo abberrante degli anomodonti (forse dei deuterosauri) adattato alla vita acquatica, estintosi alla fine del triassico. La somiglianza delle estremità in* Placodus *e* Nothosaurus *mi sembra indichi che i notosauri siano derivati anch'essi dagli anomodonti, anche lungo un'altra linea, e che si siano adattati anch'essi alla vita acquatica, sia pure ad un grado molto superiore e in un altro modo.*

I placodonti, distribuiti in quasi tutto il triassico europeo, sembrano avere un rappresentante in Sud Africa, il piccolo Eunothosaurus africanus Seeley. *Seeley lo paragona al* Mesosaurus: *le spesse costole ricordano questo genere, tuttavia sono fortemente allargate sulla parte dorsale. Inoltre le vertebre dorsali straordinariamente sviluppate in lunghezza rendono impossibile una stretta parentela con i saurotterigi. Le lunghe vertebre dotate di un processo spinoso basso, la modesta sezione del centro vertebrale a paragone delle costole spesse che piegano verso l'alto ad ala, fino al di sopra del processo spinoso e piegano poi in basso ai lati con superficie dorsale largamente liscia, ricordano molto quelle di* Placodus. *Come le ho figurate nella Tav. V, Fig. 1 e 2. Il pube corrisponde appieno a quello di* Placochelys *mostratomi dal prof. Jaekel a Berlino. A dispetto della mancanza del cranio e delle estremità, ritengo gli elementi presenti sufficienti per considerare l'*Eunothosaurus *un placodonte sudafricano».*

Si è detto che fu Huene ad attribuire per primo, grazie alla scoperta del *Placochelys,* le corazze di *Psephoderma* e *Psephosaurus* ai placodonti, e a scoprire così che un ampio gruppo di placodonti era caratterizzato dal possedere una forte corazza dorsale (45).

Il ritrovamento del Placochelys *di Jaekel con corazza dorsale completa* – egli scrisse a questo riguardo (pag. 33) – *indica finalmente anche la collocazione definitiva delle parti di corazza e delle piastre isolate descritte come* Psephoderma *e* Psephosaurus, *che erano state considerate in precedenza ora resti di notosauri, ora resti di tartarughe. Esse appartengono a* Placodus. *Come il cranio di* Placochelys *è più fortemente scolpito di quello di* Placodus, *così anche le piastre della corazza del primo sono piramidali e elevate, quelle dell'ultimo invece quasi totalmente appiattite. Tuttavia il contorno è esattamente lo stesso e anche il rilievo centrale è più o meno riconoscibile. Anche la disposizione delle poche piastre di dimensioni maggiori fra le numerose più piccole è in entrambi esattamente uguale. In* Psephoderma alpinum *sono presenti per la verità solo piccole piastre di dimensioni uguali,* Ps. anglicum *e soprattutto* Psephosaurus suevicus *corrispondono invece completamente a* Placochelys. *Possono essere presenti diverse specie o addirittura diversi generi di placodonti.*

Psephosaurus suevicus *si trova nel Lettenkohle superiore di Hoheneck presso Ludwigsburg e* Psephoderma alpinum *nel Dachsteinkalke della Baviera. Le medesime piccole piastre che si trovano presso Hoheneck si trovano isolate anche nel retico di Aust Cliff presso Bristol con il nome di* Psephoderma anglicum *e nello strato a Zanclodon di Schonthal presso Basilea ... Anche nel retico della Lombardia sono presenti tali piccole piastre (al Museo Civico di Milano ne ho viste di simili, tuttavia senza precise indicazioni di località)».*

Un risultato importante che derivò dalla scoperta dello scheletro postcraniale di *Placochelys placodonta* fu la possibilità di attribuire ai placodonti – attraverso confronti con la specie di Jaekel – le ossa postcraniali isolate presenti in varie località del Trias tedesco. Così, sempre nel lavoro del 1902, Huene potè attribuire per la prima volta a un placodonte (che egli ritenne potesse essere il *Placodus gigas*) due vertebre dorsali (tav. 5, figg. 1 e 2).

Un pezzo di costola di Placochelys – egli scrisse (pagg. 32-33) – *corrisponde completamente alle costole che si trovano collegate alle due vertebre di Bayreuth e di Göttingen, per cui ritengo che anche queste siano da attribuire ai placodonti. Anche il prof. Jaekel, cui mandai un disegno della vertebra di Göttingen, mi scrisse che condivideva la mia opinione. Il corpo vertebrale è alquanto allungato e in sezione trasversa ristretto verso il basso a forma di barca e ricorda le vertebre toraciche «tecali» di* Placochelys. *Le superfici di articolazione sono soltanto un po' approfondite. Nel centrum del corpo vertebrale, sotto il canale midollare, corre un canale longitu-*

(44) Sinonimo di *Tanystropheus* (Wild, 1974 pag. 147).
(45) Da quanto scrive Huene sembra che egli ritenesse che anche *Placodus*, di cui era noto solo il cranio, fosse una forma corazzata.

FIGURA 24

Figg. 1, 1a. – Vertebra di *Cyamodus rostratus* (Münster, 1839) figurata da Huene (1902) tav. 5, figg. 1, 1a. Muschelkalk sup. Göttingen.

Fig. 2. – Vertebra di *Cyamodus rostratus* (Münster, 1839) figurata da Huene (1902) tav. 5, fig. 2. Muschelkalk superiore, Laineck.

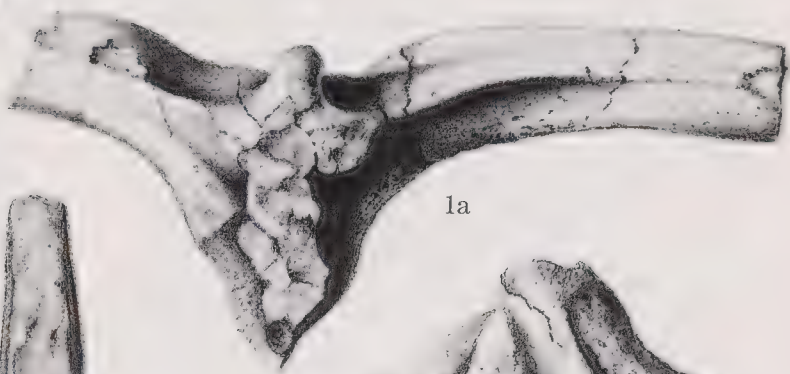
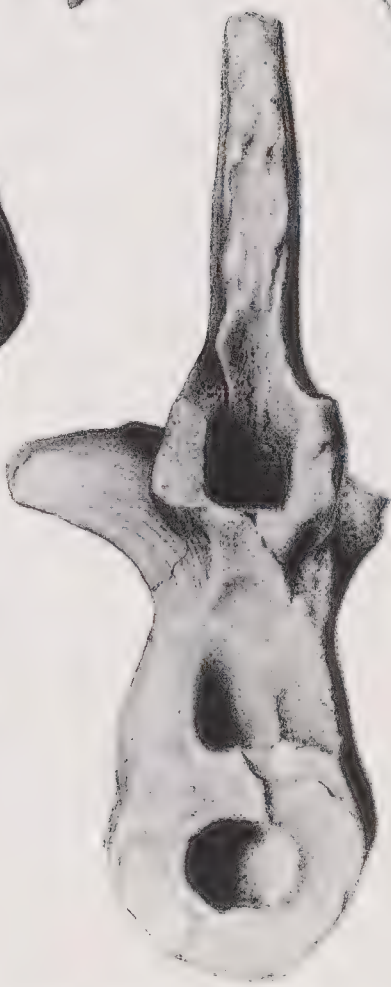
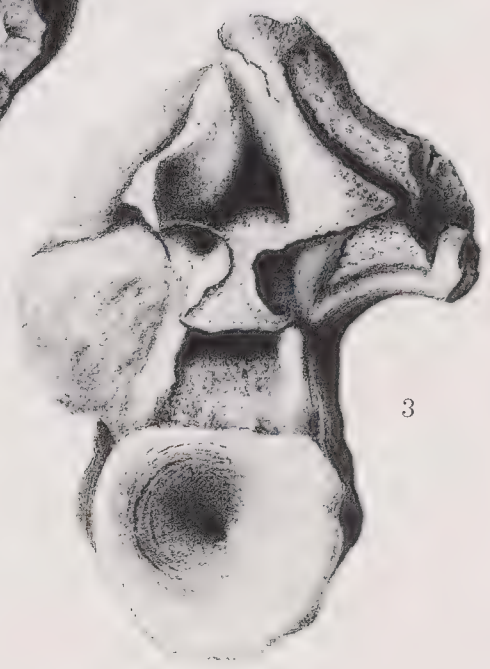
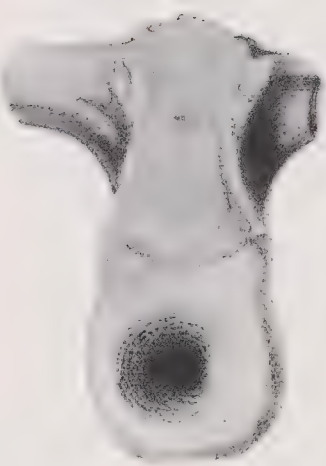
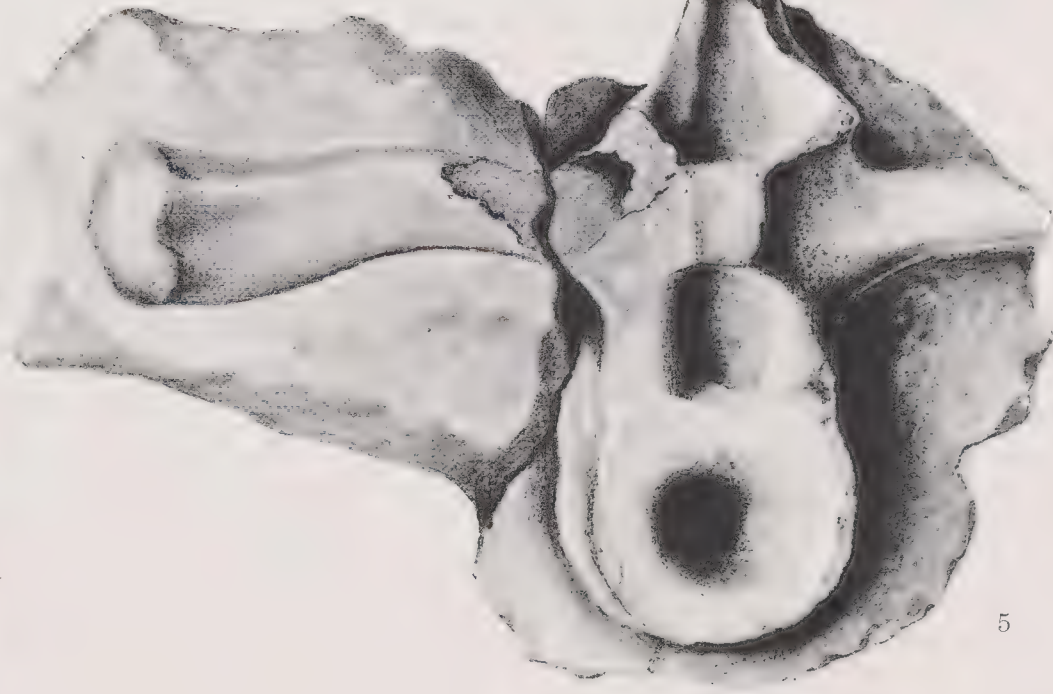
Fig. 3. – Vertebra di *Anomosaurus* sp. figurata da Huene (1902) tav. 6, fig. 4. Muschelkalk superiore, Laineck.

Figg. 4, 4a. – Vertebra di *Anomosaurus* sp. figurata da Huene (1902) tav. 7, fig. 6b. Muschelkalk superiore, Schlotheim.

Fig. 5. – Vertebra di *Anomosaurus* sp. figurata da Huene (1902) tav. 4, fig. 3. Muschelkalk superiore, Laineck.

Fig. 6. – Vertebra di *Anomosaurus* sp. figurata da Huene (1902) tav. 4, fig. 4. Muschelkalk superiore, Neckarvaihingen.

Da Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, vol. 6, 1902-1905.

1
1a
2
3
6
4
4a
5

dinale a sè stante, di sezione rotonda di 4-5 mm. Esso ricorda i buchi profondi che si trovano sulle superfici di articolazione delle vertebre di Pareiasaurus *e di* Tapinocephalus, *tuttavia in questi essi sono separati da una parete, cosa che qui non si può stabilire in mancanza di una sezione longitudinale. Questo fatto depone ancora una volta in favore della natura di anomodonti dei placodonti. Il canale midollare è relativamente largo e profondo. Le costole e il processo trasverso sono completamente sinostosizzati, cosicchè nessuna sutura è più riconoscibile. Le costole sono triangolari in sezione trasversa, con la superficie piatta verso l'alto. Lo spigolo inferiore si ingrossa e si allarga prossimalmente in un rilievo sotto il quale la sutura centro-neurale è ancora riconoscibile. Il processo trasverso e le costole piegano dapprima un po' verso l'alto, corrono quindi orizzontali per un tratto e piegano di nuovo verso il basso con un ampio arco. Lo spigolo acuto delle costole si trova sul margine posteriore, quello un po' arrotondato sul bordo anteriore della superficie superiore. Il processo spinoso è basso e stretto, ma robusto e diretto all'indietro. Esso non si eleva più in alto della massima altezza della convessità della costola, cosicchè la corazza dorsale studiata da Jaekel ci si può appoggiare comodamente. Poichè nel Muschelkalk tedesco si trova soprattutto il* Placodus gigas, *è verosimile che anche entrambe queste vertebre appartengano a questa specie* ([46]).

Nel medesimo lavoro, altre vertebre di placodonti vennero descritte. Su queste, provenienti dal Muschelkalk medio e superiore di diverse località tedesche (Freyburg, regione di Quellisburg, Altenberg presso Naumburg, Gogolin e Naklo nella Slesia superiore, Sulzbad, Bayreuth, Neckarvaihingen nel Württemberg e Mühlhausen in Turingia), Huene istituì il genere *Anomosaurus,* che considerò un pelicosauro (vedi anche Huene 1905).

Quando nel 1915 fu scoperto un grande scheletro completo di *Placodus gigas* si vide che le vertebre di *Anomosaurus* altro non erano se non vertebre di *Placodus* (Drevermann 1915). Il genere di Huene cadde perciò in sinonimia di *Placodus* (Huene 1956, pag. 367; (Kuhn 1961, pag. 17; 1969, pag. 12), sebbene Romer e Price (1940, pag. 427) e Romer (1956, pag. 669) lo considerino sinonimo di *Paraplacodus.*

Sinonimo di *Paraplacodus* (Romer e Price, 1940; Romer 1956) o di *Placodus* (Kuhn 1961 e 1969) è considerato anche il genere *Crurosaurus,* istituito da Huene, sempre nel 1902, su un femore isolato del Muschelkalk medio di Freyburg. Tale sinonimia tuttavia non è convincente, poichè il femore in questione sembra assai diverso dal femore di *Placodus gigas.*

Con il ritrovamento dello scheletro di *Placochelys placodonta* inizia dunque una nuova fase negli studi sui placodonti. La discussione su questi rettili si fa più serrata, si comincia a discutere in dettaglio della loro anatomia e si tenta una loro classificazione con l'obiettivo di inserirli il più plausibilmente possibile all'interno del sistema dei rettili.

Soprattutto il problema delle affinità dei placodonti con gli altri rettili conosciuti, problema non ancora risolto ai nostri giorni, sarà alla base delle discussioni scientifiche che su questo gruppo animale si terranno a partire dall'inizio del XX secolo.

([46]) In realtà queste vertebre differiscono profondamente da quelle di *Placodus gigas* (Drevermann 1933); la neurapofisi molto bassa e i processi trasversi molto sviluppati in altezza e in lunghezza inducono a ritenere si tratti di vertebre dorsali di un placodonte corazzato, presumibilmente di *Cyamodus.*
Nel 1936 (pag. 110) lo stesso Huene attribuì queste vertebre alla specie *Cyamodus rostratus.*

ELENCO DEGLI ESEMPLARI CONSIDERATI NEL TESTO

Questo elenco riporta tutti gli esemplari considerati nel testo. Per ciascun esemplare sono forniti: consistenza dell'esemplare, località di rinvenimento, età, elenco degli autori che lo hanno figurato o citato con relative indicazioni di anno, tavola e figura. Fra parentesi quadre è riportata l'indicazione della figurazione dell'originale in questa pubblicazione. Fra parentesi tonde è riportata l'indicazione della figurazione dell'esemplare data dai singoli autori e ristampata in questa pubblicazione.

Placodus gigas

– cranio privo di muso (olotipo), Laineck ([47]), Muschelkalk [tav. V, fig. 2]

Münster 1830 n. I

Agassiz 1839 tav. 70, fig. 14 (fig. 3)

Bronn 1835 tav. 13, fig. 13

Meyer 1863 tav. 25, fig. 1 (fig. 16)

Zittel 1887, fig. 516 (sin.)

([47]) vedi nota 2 a pag. 32.

– mandibola sinistra, Laineck, Muschelkalk
Agassiz 1839 tav. 70, figg. 15, 16 (fig. 3)
Owen 1841 tav. 30, fig. 4 (fig. 5)
Meyer 1863

– 5 denti isolati, Laineck, Muschelkalk
Agassiz 1839 tav. 70, figg. 17-21 (fig. 3)
Owen 1841 tav. 30, fig. 3 (fig. 5)

– 5 denti anteriori, Zwetzen, Muschelkalk sup.
Meyer 1849 tav. 33, figg. 7, 8, 10-12 (fig. 6)

– 4 denti palatini, Zwetzen, Muschelkalk sup.
Meyer 1849 tav. 33, figg. 2-5 (fig. 6)

– placca con 3 denti, Bayreuth, Muschelkalk [tav. III, fig. 2]
Owen 1859 tav. 10, figg. 2-5 (fig. 9)

– cranio incompleto, Leinecker Berge, Muschelkalk [tav.X, figg. 1, 1a]
Braun 1862
Meyer 1863 tav. 28, figg. 1, 2; tav. 29, fig. 3 (figg. 9, 10)

– cranio, Bayreuth, Muschelkalk [tav. IX, figg. 1, 1a]
Meyer 1863 tav. 26, figg. 1, 2; tav. 27, fig. 1-3 (figg. 17, 18)
Zittel 1887 fig. 516 (dex)

– placca palatina con denti, Bayreuth, Muschelkalk [tav. VIII, fig. 2]
Meyer 1863 tav. 29, fig. 1 (fig. 20)

– denti palatini (tipo di Pl. rugosus), Leineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 29, fig. 2 (fig. 20)

– cranio, Bayreuth, Muschelkalk
Meyer 1868

Placodus cf. **gigas**

– 1 dente anteriore, Zwetzen, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 33, fig. 9 (fig. 6)

– 1 dente palatino, Zwetzen, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 33, fig. 1 (fig. 6)

– 1 dente anteriore, Larischhof, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 29, fig. 54 (fig. 7)

Placodus andriani

– cranio (olotipo), Bamberg ([48]), Muschelkalk [tav. VII, figg. 1-1a]
Braun 1836
Agassiz 1839 tav. 70, fig. 8 (fig. 3)
Owen 1840 tav. 30, fig. 2 (fig. 5)
Meyer 1863 tav. 30, figg. 1-4 (fig. 21)

– 5 denti isolati, Bamberg, Muschelkalk
Münster 1830 n. III
Agassiz 1839 tav. 70, figg. 9-12 (fig. 3)

– mandibola, Braunschweig, Muschelkalk
Meyer 1862 tav. 9, figg. 1-3 (fig. 13)

– frammento di cranio, Leineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 31, figg. 3-5 (fig. 22)

– frammento di cranio, Leineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 25, fig. 5 (fig. 16)

Placodus cf. **andriani**

– 1 dente isolato, Alt-Tarnowitz, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 29, fig. 51 (fig. 7)

Placodus impressus

– 6 denti isolati (olotipo), Deux-Ponts, Grés bigarré
Agassiz 1839 tav. 70, figg. 1-7 (fig. 3)

Placodus bombidens

– placca con 4 denti (olotipo), Bayreuth, Muschelkalk [tav. IV, fig. 3]
Owen 1859 tav. 9, figg. 3-6 (fig. 8)

Placodus pachygnatus

– placca con 4 denti (olotipo), Bayreuth, Muschelkalk [tav. IV, fig. 2]
Owen 1859 tav. 10, figg. 6, 7 (fig. 9)

Placodus bathygnatus

– mandibola (olotipo), Bayreuth, Muschelkalk [tav. III, fig. 3]
Owen 1859 tav. 11, figg. 1-3 (fig. 10)

Placodus hypsiceps

– cranio compresso (olotipo), Bayreuth, Muschelkalk [tav. VIII, fig. 1]
Braun 1862
Braun 1863
Meyer 1863 tav. 24, figg. 1-3; tav. 29, fig. 4

([48]) Il Muschelkalk non affiora nei dintorni di Bamberg. E probabile quindi che tutti i placodonti riferiti a questa località provengano da Bayreuth. Vedi anche nota 2 a pag. 32.

(figg. 15, 20)
Zittel 1887 fig. 515

Placodus quinimolaris

– cranio incompleto (olotipo), Leinecker Berge, Muschelkalk [tav. VIII, fig. 3]
Braun 1862
Braun 1863
Meyer 1863 tav. 25, figg. 2-4 (fig. 16)

Placodus angustus

– 1 dente isolato (olotipo), Laineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, fig. 6 (fig. 23)

Placodus aethiops

– 1 dente isolato con dente di sostituzione (olotipo), ?, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, figg. 4, 5 (fig. 23)

Placodus sp.

– 1 dente isolato, Rybna, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 29, fig. 52 (fig. 20)

– 1 dente isolato, Opatowitz, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 29, fig. 53 (fig. 20)

– frammento di mandibola, Bayreuth, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, figg. 9, 10 (fig. 23)

– 1 dente isolato, Bayreuth, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, fig. 7, 8 (fig. 23)

– mandibola, Laineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, figg. 1-3 (fig. 23)
Zittel 1887 fig. 517

– vertebra, Laineck, Muschelkalk
Huene 1902 tav. 6, fig. 4 (fig. 24, 3)

– vertebra, Schlotheim, Muschelkalk
Huene 1902 tav. 7, fig. 6b (fig. 24, 4-4a)

– vertebra, Laineck, Muschelkalk
Huene 1902 tav. 4, fig. 3 (fig. 24, 5)

– vertebra, Neckarvaihingen, Muschelkalk
Huene 1902 tav. 4, fig. 4 (fig. 24, 6)

– vertebre, Freyburg, Muschelkalk
Huene 1902 fig. 35

Cyamodus münsteri

– cranio (olotipo), Bamberg, Muschelkalk [tav. V, figg. 1-1a]
Agassiz 1839 tav. 71, figg. 1, 2 (fig. 4)
Meyer 1863 tav. 31, figg. 1, 2 (fig. 22)

– dente su matrice, Bamberg, Muschelkalk
Agassiz 1839 tav. 71, fig. 5 (fig. 4)

– dente isolato, Esperstaedt, Muschelkalk
Agassiz 1839 tav. 71, figg. 3, 4 (fig. 4)

– cranio incompleto, Bayreuth, Muschelkalk
Münster 1830 n. II

– 1 dente isolato, Zwetzen, Muschelkalk superiore
Meyer 1849 tav. 33, fig. 6

Cyamodus rostratus

– cranio incompleto (olotipo), Laineck, Muschelkalk [tav. VI, figg. 1-1a]
Münster 1839 tav. 15, fig. 1 (fig. 2)
Agassiz 1839 tav. 71, figg. 6, 7 (fig. 4)
Münster 1843 tav. 15, fig. 1 (fig. 2)
Owen 1859 tav. 11, fig. 4 (fig. 10)
Meyer 1863 tav. 23, figg. 1, 2 (fig. 14)

– 5 denti isolati, Laineck, Muschelkalk
Agassiz 1839 tav. 71, figg. 9-12 (fig. 4)
Münster 1839 tav. 15, figg. 2-6 (fig. 2)
Münster 1843 tav. 15, figg. 2-6 (fig. 2)

– vertebra, Göttingen, Muschelkalk superiore
Huene 1902 tav. 5, figg. 1-1a (fig. 24, 1-1a)

vertebra, Laineck, Muschelkalk
Huene 1902 tav. 5, fig. 2 (fig. 24, 2)

Cyamodus laticeps

– cranio (olotipo) Bayreuth, Muschelkalk [tav. III, fig. 1 - tav. IV, fig. 1]
Owen 1859 tav. 9, figg. 1, 2; tav. 10, fig. 1 (fig. 8 e fig. 9)

Cyamodus tarnowitzensis

cranio (olotipo), Steinbruch, Muschelkalk inferiore [tav. XII, fig. 1]
Gürich 1884 figg. 1-3

Cyamodus sp.

frammento di mandibola, Laineck, Muschelkalk
Meyer 1863 tav. 32, figg. 11 (fig. 23)

Psephoderma alpinum

– corazza (olotipo), Rhupalding, Retico [tav. XI]
Meyer 1858 tav. 29 (fig. 11)
Zittel 1887 fig. 489

– dente isolato, Val dell'Oro, Retico
Cornalia in Stoppani 1861 tav. 1, fig. 4 (fig. 12, 8)

– dente isolato, Gaggio, Retico
Cornalia in Stoppani 1861 tav. 1, fig. 5 (fig. 12, 9)

– osteoderma isolato, Azzarola, Retico
Cornalia in Stoppani 1861 tav. 1, figg. 2ab (fig. 12, 7a-7b)

– frammento di corazza, Viano, Retico [tav. XIV, fig. 1]
Curioni 1863 tav. 3, fig. 3 (fig. 12, 11)

Psephoderma anglicum

– 6 osteodermi isolati (olotipo), Bath, Retico
Meyer 1867 tav. 40, figg. 1-6 (fig. 12, 1-6)

(Placodus) zitteli

– 1 dente isolato (olotipo), Ansetzberg, Plattenkalk
Ammon 1878 figura in nota

Placochelys placodonta

– frammento di corazza, Dogna, Carnico
Bassani 1862 figura nel testo (fig. 12, 10)

– cranio, frammenti di corazza e dello scheletro postcraniale (olotipo), Veszprém, Carnico inferiore [tavv. XIII e XIV, fig. 2]
Jaekel 1902 figg. 1-5

Psephosaurus suevicus

– frammenti di corazza e osteodermi isolati (olotipo), Hoheneck, Lettenkohle [tav. XII, fig. 2]
Zittel 1887
Dames 1894
Fraas 1896 fig. 7a-d

LAVORI CITATI NEL TESTO

AGASSIZ L., 1833-43 - Rechérches sur les poissons fossiles - *Neuchâtel,* vol. I, Parte I, pag. 15 e vol. II, parte II, pagg. 217-222, 244, 299.

ALBERTI F. v., 1864 - Ueberblick über die Trias, und Beruchsichtigung ihres Vorkommens in den Alpen - *Stuttgart,* pagg. 227-228.

AMMON L. v., 1878 - Die Gastropoden des Hauptdolomits und des Plattenkalkes der Alpen - *Abhandl. geolog. Mineralog. Verein. Regensburg.,* vol. 11, pagg. 53-54.

BASSANI F., 1892 - Avanzi di vertebrati inferiori nel calcare marnoso triasico di Dogna in Friuli - *Rend. R. Acad. Lincei,* vol. 1, pagg. 285-287.

BAUR G., 1886 - Osteologische Notizen über Reptilien - *Zoologischer Anzeiger,* vol. 9, No. 238, pag. 688.

BAUR G., 1890 - Die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV. - *Biologisches Centralbatt,* vol. 9, pag. 190.

BONI A., 1937 - Vertebrati retici italiani - *Mem. Acad. Naz. Lincei,* vol. 6, pagg. 520-719.

BONI A., 1947 - *Placochelys malanchinii,* nuova forma di placodonte del Retico lombardo - *Pal. It.,* vol. 43, pagg. 1-13.

BRAUN C. F. W., 1836 - Lieferungen von Gebirgsarten und Versteinerungen aus Bayreuth; Schneide-Zähne im Placodus-Kiefer - *Neues Jahrb. Min. Geogn. Geol. Petrefacten.,* pagg. 360-361.

BRAUN C. F. W., 1840 - Verzeichniss der in der Kreis-Naturalien-Sammlung zu Bayreuth befindlichen Petrefacten - *Leipzig,* pagg. 73-74.

BRAUN C. F. W., 1862 - Ueber Placodus gigas. Agassiz und Placodus Andriani. Münster - *Progr. Jahreshber. Kreis-Landwirth. und Gewerbschule zu Bayreuth,* pagg. 5-16.

BRAUN C. F. W., 1863 - Ueber Placodus quinimolaris - *Progr. Jahresber. Kreis-Landwirth. und Gewerbschule zu Bayreuth,* pagg. 5-10.

BRONN H. G., 1834-35 - Lethaea Geognostica - *Stuttgart,* vol. 1, pag. 186.

CORNALIA E., 1861 - in STOPPANI A., Geologie et Paléontologie des couches à *Avicula contorta* en Lombardie - *Paléontologie Lombarde,* 3ª serie, 1861 - 1865, pag. 35.

CURIONI G., 1863 - Sui giacimenti metalliferi e bituminosi nei terreni triasici di Besano - *Mem. R. Ist. Lomb. scienze, lettere ed arti,* vol. 9, pag. 30.

DAMES W., 1894 - Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation - *Palaeont. Abhandl.,* nuova serie, vol. 2, fasc. 4, pagg. 23-25.

DEEKE W., 1886 - Ueber Lariosaurus und einige andere Saurier der Lombardischen Trias - *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.,* vol. 38, pagg. 195-196.

DREVERMANN F., 1915 - Über *Placodus* - *Mitt. Centr. Min.,* pagg. 402-405.

DREVERMANN F., 1933 - Das Skelett von *Placodus gigas* AGASSIZ im Senckenberg - Museum - *Abh. Senckenberg naturf. Ges.,* vol. 38, pagg. 319-364.

FRAAS E., 1896 - Die schwabischen Trias-Saurier - *Stuttgart,* pagg. 13-14.

GÜRICH G., 1884 - Ueber einige Saurier des oberschlesischen Muskelkalkes - *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.,* vol. 26, pagg. 136-141.

HUENE F. v., 1902 - Uebersicht über die Reptilien der Trias - *Geolog. Palaeontol. Abhandl.,* nuova serie, vol. 6, fasc. 1, pagg. 16-20 e 32-33.

HUENE F. v., 1905 - Pelycosaurier im deutschen Muschelkalk - *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.,* vol. 20, pagg. 321-353.

HUENE F. v., 1936 - *Henodus chelyops,* ein neuer Placodontier - *Palaeontographica,* vol. 84, pagg. 99-147.

HUENE F. v., 1956 - Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden - *Jena,* pagg. 363-379.

JAEKEL O., 1901 - Ueber Reste eines neuen Placodonten aus dem Unteren Keuper von Vesprem am Plattensee in Ungarn - *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.,* vol. 53, Verhandl. Gesell., pagg. 56-58.

JAEKEL O., 1902 - Ueber ein zweites Exemplar von *Placochelys* in Ungarn - *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.,* vol. 54, Verhandl. Gesell., pag. 111.

JAEKEL O., 1902 - Wirbelthierreste aus der Trias des Bakonyerwaldes - *Resultate wiss. Erforsch. Balatonsee,* vol. 1, parte 1, Pal. Anhang, pagg. 4-17.

JAEKEL O., 1902 - Ueber Placochelys n.g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten - *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.,* pagg. 127-144.

JAEKEL O., 1907 - *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony - *Res. Wiss. Erforsch. Balaton. Pal. Anh.,* vol. 1, 90 pagg.

JAEKEL O., 1910 - Über das System der Reptilien - *Zoologischer Anzeiger,* vol. 35, pagg. 324-341.

KUHN O., 1933 - Placodontia - in *Fossilium Catalogus,* Pars 62, pagg. 3-15.

KUHN O., 1961 - Placodontia - in *Fossilium Catalogus,* Pars 98 supplementum, pagg. 16-24.

KUHN O., 1969 - Placodontomorpha - in *Handbuch der Paläoherpetologie, Gustav Fischer Verlag,* vol. 9, parte 9, pagg. 7-18.

KUHN-SCHNYDER É., 1974 - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Die Placodontier - *Neujahr. Naturf. Gesell. Zürich,* pagg. 69-75.

LYDEKKER R., 1890 - Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia - *London,* vol. 4, pagg. 1-9.

LÓCZY L. v., 1902 - *Placochelys placodonta* JAEKEL, nov. gen. et nov. spec. - *Földtani Közlöny,* vol. 23, fasc. 1-4, Kurze Mitteilungen, pagg. 152-153.

MEYER H. v., 1849 - Fische, Crustaceen, Echinodermen und andere Versteinerungen aus dem Muschelkalk Oberschlesiens - *Palaeontographica,* vol. I, pagg. 241-242.

MEYER H. v., 1849 - Fossile Fische aus dem Muschelkalk von Jena, Querfurt und Esperstadt - *Palaeontographica,* vol. I, pagg. 195-199.

MEYER H. v., 1858 - *Psephoderma Alpinum* aus dem Dachsteinkalke der Alpen. - *Palaeontographica,* vol. VI, pagg. 246-252.

MEYER H. v., 1858 - Psephoderma Alpinum aus dem Dachsteinkalke der Alpen - *Neues Jahrb. Min. Geogn. Geol. Petrefacten.,* pagg. 646-650.

MEYER H. v., 1862 - *Placodus Andriani* aus dem Muschelkalk der Gegend von Braunschweig - *Palaeontographica,* vol. 10, pagg. 57-61.

MEYER H. v., 1863 - Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias - *Palaeontographica,* vol. 11, pagg. 175-221.

MEYER H. v., 1864 - Ueber das Vorkommen von *Psephoderma alpinum* - *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.,* pagg. 698-701.

MEYER H. v., 1867 - Psephoderma Anglicum, aus dem Bone bed in England - *Palaeontographica,* vol. 15, pagg. 261-263.

MEYER H. v., 1868 - Vollständiger Schädel von Placodus gigas aus dem Muschelkalke von Bayreuth - *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.,* pagg. 48-52.

MÜNSTER G., 1830 - Über einige ausgezeichnete fossile Fischzähne aus dem Muschelkalk bei Bayreuth - *Bayreuth,* pagg. 3-4.

MÜNSTER G., 1833 - Verzeichniss der Versteinerungen, welche in der Kreis-Naturalien-Sammlung zu Bayreuth vorhanden sind - *Bayreuth,* pag. 95.

MÜNSTER G., 1839 - Ueber einige merkwürdige Fische aus dem Kupferschiefer und dem Muschelkalk - *Beiträge zur Petrefaktenkunde,* pagg. 119-121.

OWEN R., 1840 - Odontography - *London,* parte I, pagg. 73-74.

OWEN R., 1859 - Description of the Skull and Teeth of the *Placodus laticeps,* OWEN, with indications of other new Species of *Placodus,* and evidence of the Saurian Nature of that Genus - *Phil. Trans. Royal Soc. London,* vol. 148, pagg. 169-184.

OWEN R., 1860 - On the Orders of Fossil and Recent Reptilia, and their Distribution in Time - *Rep. Br. Ass. Advant Sci.,* year 1859, pagg. 153-166.

PEYER B., 1931 - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, II. Tanystropheus longobardicus Bass. sp. - *Abh. Schweiz. Palaeont. Gesell.,* vol. 50, pagg. 9-110.

PEYER B., KUHN-SCHNYDER É, 1955 - Placodontia - in PIVETEAU J. - *Traité de Paléontologie, Masson,* vol. 5, pagg. 459-486.

PINNA G., 1978 - Descrizione di un nuovo esemplare di *Placochelyidae* del Retico lombardo (*Psephoderma alpinum* MEYER, 1858) e discussione sulla sinonimia *Psephoderma-Placochelyanus* - *Atti Soc. it. Sc. Nat. Museo Milano,* vol. 119, pagg. 341-352.

PINNA G., 1980 - *Psephoderma alpinum* MEYER, 1858: rettile placodonte del Retico europeo - *Volume S. Venzo, Università di Parma,* pagg. 149-157.

ROMER A. S., PRICE L. W., 1940 - Review of the Pelycosauria - *Geol. Soc. America, Occ. Pap.,* vol. 28, 538 pagg.

ROMER A. S., 1956 - Osteology of the Reptiles - *Chicago Univ. Press.,* 772 pagg.

STROMBECK A. V., 1849 - Beitrag zur Kenntniss der Muschelkalkbildung im nordwestlichen Deutschland - *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.,* vol. I, pagg. 140-141 e pag. 168.

WILD R., 1974 - Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) - *Abh. Schweiz. Palaeont. Gesell.,* vol. 95, 162 pagg.

ZITTEL K. AV., 1887-90 - Handbuch der Palaeontologie - *München und Leipzig,* vol. 3, pagg. 518-519.

ZITTEL K. AV., 1932 - Text-book of Palaeontology - *London,* vol. 2, pagg. 282-284.

Gli autori ringraziano per la collaborazione il Dr. Carlo Pesarini del Museo di Storia Naturale di Milano, il Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, il British Museum (Natural History), lo Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, il Magyar Állami Földtani Intézet in Budapest, il Servizio Geologico d'Italia, i Professori Emil Kuhn-Schnyder, Peter Wellnhofer e Rupert Wild, l'editore della Rivista Palaeontographica, la Royal Society of London, i fotografi Luciano Spezia e Giovanni Calabria.

INDICE

TAVOLE

Tutti gli esemplari ad eccezione della corazza di Psephoderma alpinum della tav. XI, sono figurati in grandezza naturale.

TAVOLA III

Fig. 1. – *Placodus laticeps* Owen, 1859, norma dorsale. Olotipo figurato da Owen (1859) tav. 9, fig. 1. Muschelkalk, Bayreuth. Coll. British Museum.

Fig. 2. – *Placodus gigas* Agassiz, 1833. Esemplare figurato da Owen (1859) tav. 10, figg. 2-5. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. British Museum.

Fig. 3. – *Placodus bathygnathus* Owen, 1859. Olotipo figurato da Owen (1859) tav. 11, figg. 1-3. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. British Museum.

TAVOLA IV

Fig. 1. — *Placodus laticeps* Owen, 1859, norma palatina. Olotipo figurato da Owen (1859) tav. 10, fig. 1. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. British Museum.

Fig. 2. — *Placodus pachygnathus* Owen, 1859. Olotipo figurato da Owen (1859) tav. 10, figg. 6-7. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. British Museum.

Fig. 3. — *Placodus bombidens* Owen, 1859. Olotipo figurato da Owen (1859) tav. 9, figg. 3-6. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. British Museum.

Memorie Soc. ital. Sci. nat. e Museo civ. Storia nat. Milano - Vol. XXIV - Tav. V

TAVOLA V

Figg. 1, 1a. – *Cyamodus münsteri* (Agassiz, 1833) norma palatina e dorsale. Olotipo figurato da Agassiz (1833) tav. 71, figg. 1-2; Meyer (1863) tav. 31, figg. 1-2. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. Bayer. Staat. für Paläont. Monaco.

Fig. 2. – *Placodus gigas* Agassiz, 1833. Olotipo figurato da Münster (1830) es. I; Agassiz (1839) tav. 70, fig. 14; Meyer (1863) tav. 25, fig. 1. Muschelkalk, Laineck, Coll. Bayer. Staat. für Paläont. Monaco.

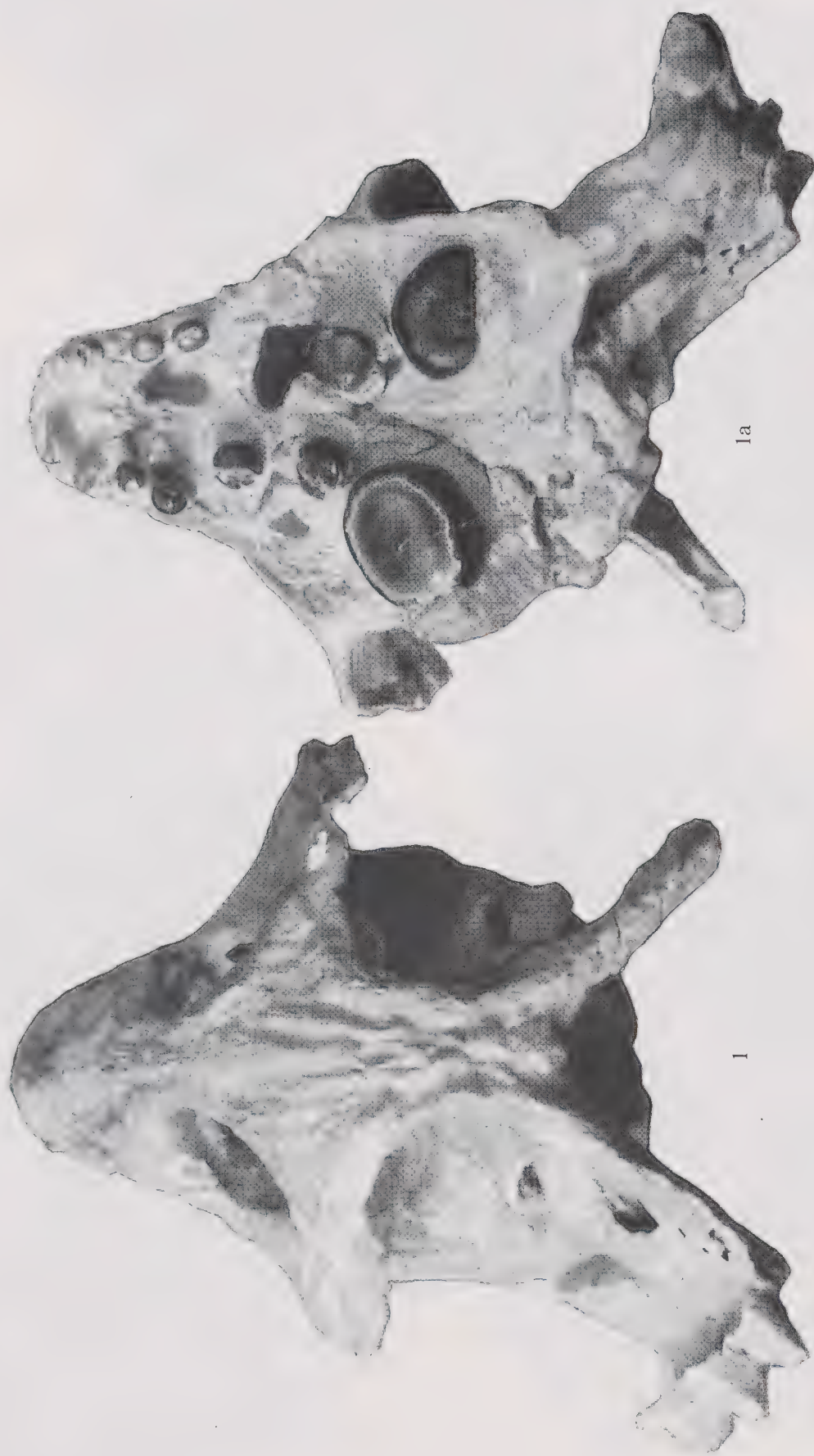



TAVOLA VI

Figg. 1, 1a. – *Cyamodus rostratus* (Münster, 1839) norma dorsale e palatina. Olotipo figurato da Agassiz (1839) tav. 71, fig. 6; Münster (1839) tav. 15, fig. 1; Owen (1859) tav. 11, fig. 4; Meyer (1863) tav. 23, fig. 1. Muschelkalk, Laineck, Coll. Museo di Bayreuth.

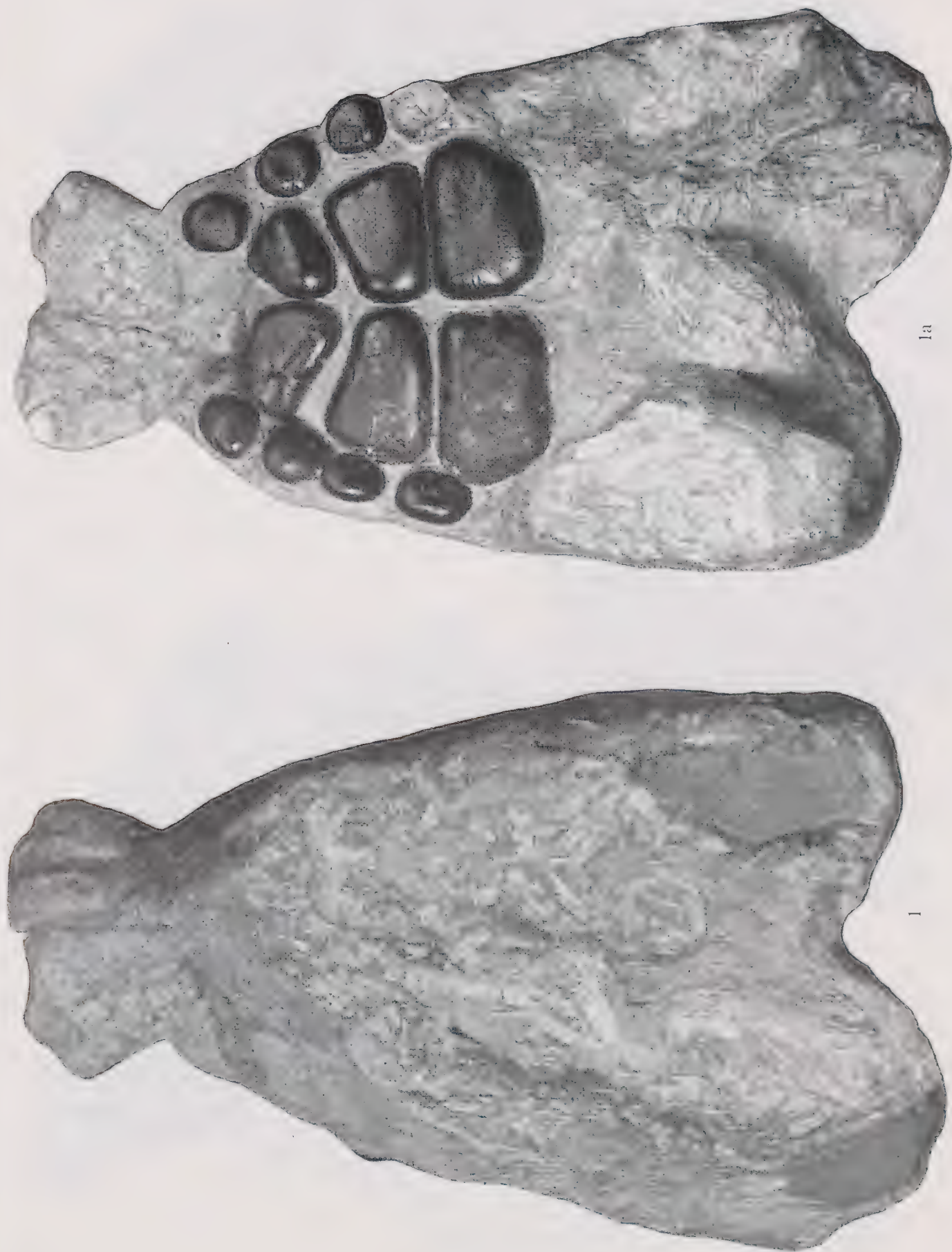



TAVOLA VII

Figg. 1, 1a. – *Placodus andriani* Münster, 1839 norma dorsale e palatina. Olotipo figurato da Agassiz (1839) tav. 70, fig. 8; Owen (1841) tav. 30, fig. 2; Meyer (1863) tav. 30, figg. 1-3. Muschelkalk, Laineck, Coll. Museo di Bayreuth.

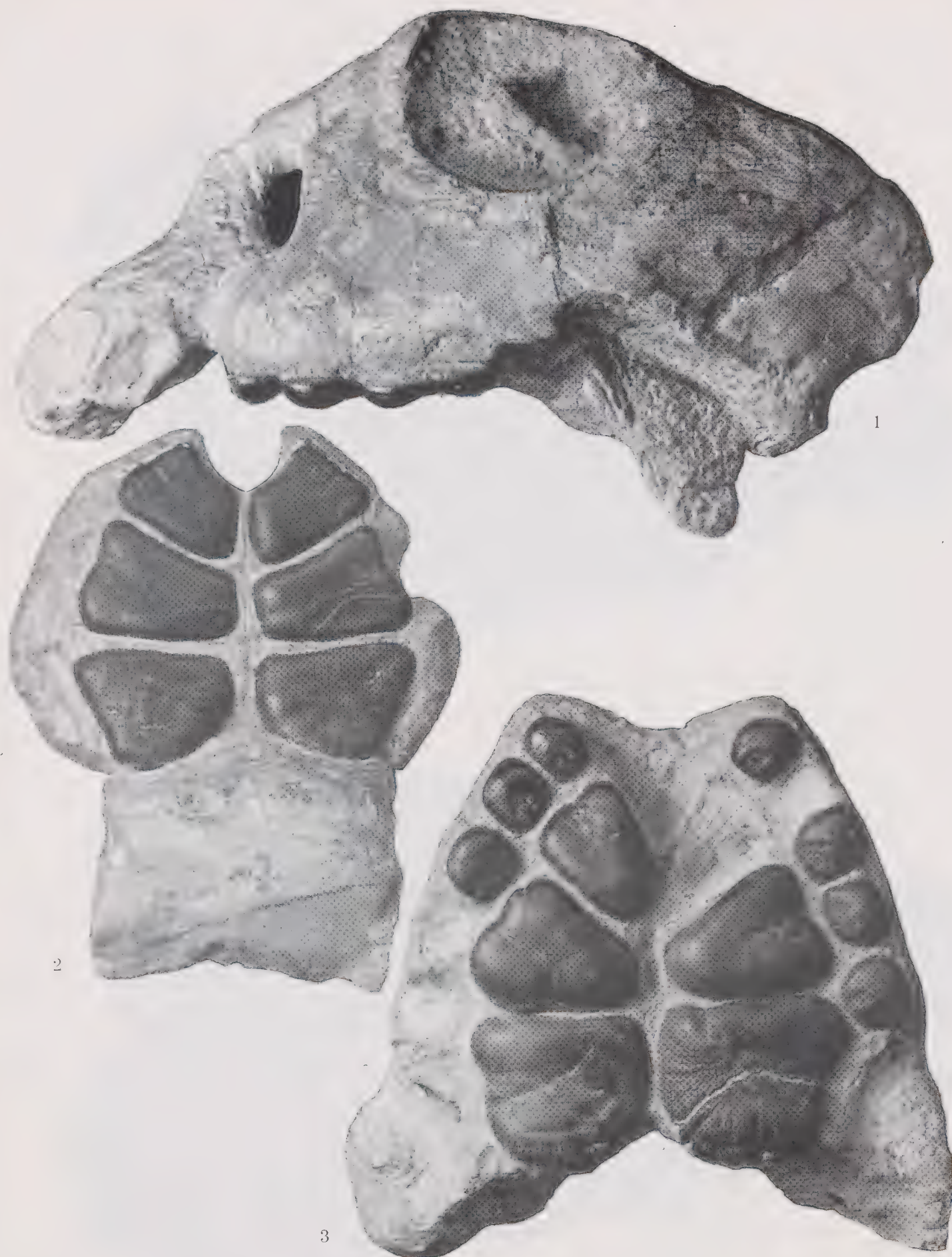



TAVOLA VIII

Fig. 1. — *Placodus hypsiceps* Meyer, 1863. Olotipo figurato da Meyer (1863) tav. 24, figg. 1-3 e tav. 29, fig. 4. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. Museo di Bayreuth.

Fig. 2. — *Placodus* sp. Esemplare figurato da Meyer (1863) tav. 29, fig. 1. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. Museo di Bayreuth.

Fig. 3. — *Placodus quinimolaris* Braun, 1863. Olotipo figurato da Meyer (1863) tav. 25, figg. 2-4. Muschelkalk, Laineck, Coll. Museo di Bayreuth.

TAVOLA IX

Figg. 1, 1a. — *Placodus gigas* Agassiz, 1833 norma dorsale e palatina. Esemplare figurato da Meyer (1863) tav. 26, Figg. 1-2. Muschelkalk, Bayreuth, Coll. Museo di Bayreuth.

TAVOLA X

Figg. 1, 1a. – *Placodus gigas* Agassiz, 1833 norma dorsale e palatina. Esemplare figurato da Meyer (1863) tav. 28, figg. 1-2. Muschelkalk, Laineck, Coll. Museo di Bayreuth.

TAVOLA XI

Psephoderma alpinum Meyer, 1858. Olotipo. Retico, Ruhpalding, coll. Bayer. Staat, für Paläont., Monaco. (× 0,475).

TAVOLA XII

Fig. 1. — *Cyamodus tarnowitzensis* Gürich, 1884. Olotipo (calco). Muschelkalk inferiore, Steinbruch presso Tarnowitz, l'originale è conservato nelle collezioni del Museo di Breslavia.

Fig. 2. — *Psephosaurus suevicus* Fraas, 1896. Olotipo. Lettenkohle, Hoheneck, coll. Staatl. Museum für Naturkunde, Stoccarda.

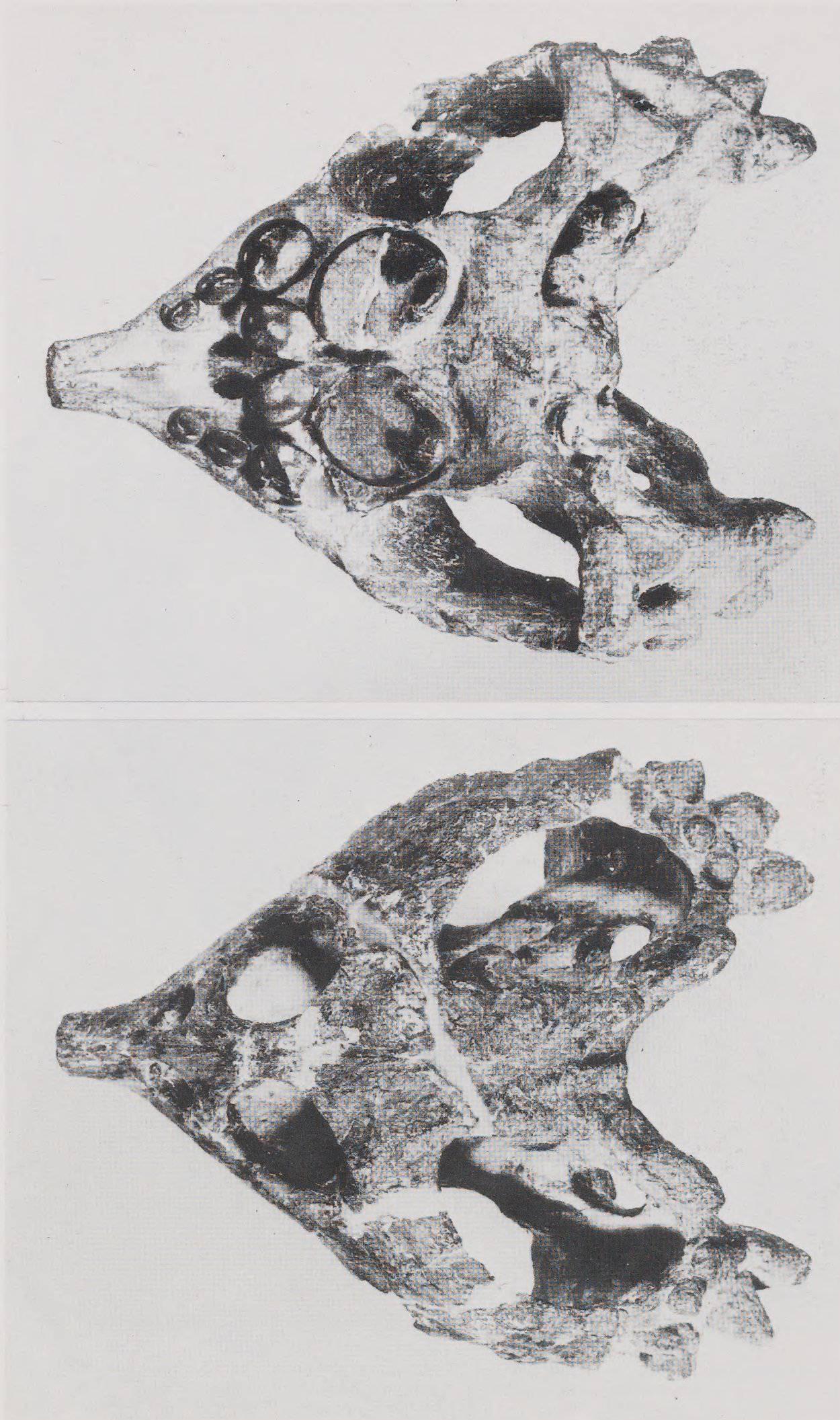



TAVOLA XIII

Placochelys placodonta Jaekel, 1902. Cranio in norma dorsale e palatina. Olotipo. Keuper, Veszprém, coll. Magyar Allami Földtani Intézet, Budapest.

TAVOLA XIV

Fig. 1. – *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858. Frammento di corazza. Retico, Viano, coll. Museo del Servizio Geologico d'Italia, Roma. Grandezza naturale. L'originale qui figurato non corrisponde alla figura data da Curioni e riportata alla nostra tavola IX fig. 11. Il primo è infatti la controimpronta del pezzo figurato da Curioni che però non è presente nelle collezioni del Servizio Geologico.

Fig. 2. – *Placochelys placodonta* Jaekel, 1902. Frammento di corazza. Olotipo (calco). Keuper, Veszprem. L'originale è conservato nelle collezioni del Magyar Allami Földtani Intézet, Budapest.

VOLUME XII.

I - Vialli V., 1956 - Sul rinoceronte e l'elefante dei livelli superiori della serie lacustre di Leffe (Bergamo). *pp. 1-70, 4 figg., 6 tavv.*

II - Venzo S., 1957 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico del Garda. Parte I: Tratto occidentale Gardone-Desenzano. *pp. 71-140, 14 figg., 6 tavv., 1 carta.*

III - Vialli V., 1959 - Ammoniti sinemuriane del Monte Albenza (Bergamo). *pp. 141-188, 2 figg., 5 tavv.*

VOLUME XIII.

I - Venzo S., 1961 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico del Garda. Parte II. Tratto orientale Garda-Adige e anfiteatro atesino di Rivoli veronese. *pp. 1-64, 25 figg., 9 tavv., 1 carta.*

II - Pinna G., 1963 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Mercaticeras, Pseudomercaticeras* e *Brodieia*. *pp. 65-98, 2 figg., 4 tavv.*

III - Zanzucchi G., 1963 - Le Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) di Entratico in Val Cavallina (Bergamasco orientale). *pp. 99-146, 2 figg., 8 tavv.*

VOLUME XIV.

I - Venzo S., 1965 - Rilevamento geologico dell'anfiteatro morenico frontale del Garda dal Chiese all'Adige. *pp. 1-82, 11 figg., 4 tavv., 1 carta.*

II - Pinna G., 1966 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell' Alpe Turati (Erba, Como). Famiglia *Dactylioceratidae*. *pp. 83-136, 4 tavv.*

III - Dieni I., Massari F. e Montanari L., 1966 - Il Paleogene dei dintorni di Orosei (Sardegna). *pp. 137-184, 5 figg., 8 tavv.*

VOLUME XV.

I - Caretto P. G., 1966 - Nuova classificazione di alcuni Briozoi pliocenici, precedentemente determinati quali Idrozoi del genere *Hydractinia* Van Beneden. *pp. 1-88, 27 figg., 9 tavv.*

II - Dieni I. e Massari F., 1966 - Il Neogene e il Quaternario dei dintorni di Orosei (Sardegna). *pp. 89-142, 8 figg., 7 tavv.*

III - Barbieri F. - Iaccarino S. - Barbieri F. & Petrucci F., 1967 - Il Pliocene del Subappennino Piacentino-Parmense-Reggiano. *pp. 143-188, 20 figg., 3 tavv.*

VOLUME XVI.

I - Caretto P. G., 1967 - Studio morfologico con l'ausilio del metodo statistico e nuova classificazione dei Gasteropodi pliocenici attribuibili al *Murex brandaris* Linneo. *pp. 1-60, 1 fig., 7 tabb., 10 tavv.*

II - Sacchi Vialli G. e Cantaluppi G., 1967 - I nuovi fossili di Gozzano (Prealpi piemontesi). *pp. 61-128, 30 figg., 8 tavv.*

III - Pigorini B., 1967 - Aspetti sedimentologici del Mare Adriatico. *pp. 129-200, 13 figg., 4 tabb., 7 tavv.*

VOLUME XVII.

I - Pinna G., 1968 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Famiglie *Lytoceratidae, Nannolytoceratidae, Hammatoceratidae* (excl. *Phymatoceratinae*), *Hildoceratidae* (excl. *Hildoceratinae* e *Bouleiceratinae*). *pp. 1-70, 2 tavv. n.t., 6 figg., 6 tavv.*

II - Venzo S. & Pelosio G., 1968 - Nuova fauna a Ammonoidi dell'Anisico superiore di Lenna in Val Brembana (Bergamo). *pp. 71-142, 5 figg., 11 tavv.*

III - Pelosio G., 1968 - Ammoniti del Lias superiore (Toarciano) dell'Alpe Turati (Erba, Como). Generi *Hildoceras, Phymatoceras, Paroniceras* e *Frechiella*. Conclusioni generali. *pp. 143-204, 2 figg., 6 tavv.*

VOLUME XVIII.

I - Pinna G., 1969 - Revisione delle ammoniti figurate da Giuseppe Meneghini nelle Tavv. 1-22 della « *Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique* » (1867-1881). *pp. 5-22, 2 figg., 6 tavv.*

II - Montanari L., 1969 - Aspetti geologici del Lias di Gozzano (Lago d'Orta). *pp. 23-92, 42 fgg., 4 tavv. n.t.*

III - Petrucci F., Bortolami G. C. & Dal Piaz G. V., 1970 - Rcerche sull'anfiteatro morenico di Rivoli-Avigliana (Prov. Torino) e sul suo substrato cristallino. *pp. 93-169, con carta a colori al 1:40.000, 14 figg., 4 tavv. a colori e 2 b.n.*

VOLUME XIX.

I - Cantaluppi G., 1970 - Le *Hildoceratidae* del Lias medio delle regioni mediterranee - Loro successione e modificazioni nel tempo. Riflessi biostratigrafici e sistematici. *pp. 5-46, con 2 tabelle nel testo.*

II - Pinna G. & Levi-Setti F., 1971 - I *Dactylioceratidae* della Provincia Mediterranea (*Cephalopoda Ammonoidea*). *pp. 47-136, 21 figg., 12 tavv.*

III - Pelosio G., 1973 - Le ammoniti del Trias medio di Asklepieion (Argolide, Grecia) - I. Fauna del « calcare a *Ptychites* » (Anisico sup.). *pp. 137-168, 3 figg., 9 tavv.*

VOLUME XX.

I - Cornaggia Castiglioni O., 1971 - La cultura di Remedello. Problematica ed ergologia di una facies dell'Eneolitico Padano. *pp. 5-80, 2 figg., 20 tavv.*

II - Petrucci F., 1972 - Il bacino del Torrente Cinghio (Prov. Parma). Studio sulla stabilità dei versanti e conservazione del suolo. *pp. 81-127, 37 figg., 6 carte tematiche.*

III - Ceretti E. & Poluzzi A., 1973 - Briozoi della biocalcarenite del Fosso di S. Spirito (Chieti, Abruzzi). *pp. 129-169, 18 figg., 2 tavv.*

VOLUME XXI.

I - Pinna G., 1974 - I crostacei della fauna triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). *pp. 5-34, 16 figg., 16 tavv.*

II - Poluzzi A., 1975 - I Briozoi Cheilostomi del Pliocene della Val d'Arda (Piacenza, Italia). *pp. 35-78, 6 figg., 5 tavv.*

III - Brambilla G., 1976 - I Molluschi pliocenici di Villalvernia (Alessandria). I. Lamellibranchi. *pp. 79-128, 4 figg., 10 tavv.*

VOLUME XXII.

I - Cornaggia Castiglioni O. & Calegari G., 1978 - Corpus delle pintaderas preistoriche italiane. Problematica, schede, iconografia. *pp. 5-30, 6 figg., 13 tavv.*

II - Pinna G., 1979 - Osteologia dello scheletro di *Kritosaurus notabilis* (Lambe, 1914) del Museo Civico di Storia Naturale di Milano (*Ornithischia Hadrosauridae*). *pp. 31-56, 3 figg., 9 tavv.*

III - Biancotti A., 1981 - Geomorfologia dell'Alta Langa (Piemonte meridionale). *pp. 57-104, 28 figg., 12 tabb., 1 carta f.t.*

VOLUME XXIII.

I - Giacobini G., Calegari G. & Pinna G., 1982 - I resti umani fossili della zona di Arena Po (Pavia). Descrizione e problematica di una serie di reperti di probabile età paleolitica. *pp. 5-44, 4 figg., 16 tavv.*

II - Poluzzi A., 1982 - I Radiolari quaternari di un ambiente idrotermale del Mar Tirreno. *pp. 45-72, 3 figg., 1 tab., 13 tavv.*

III - Rossi F., 1984 - Ammoniti del Kimmeridgiano superiore-Berriasiano inferiore del Passo del Furlo (Appennino Umbro-Marchigiano). *pp. 73-138, 9 figg., 2 tabb., 8 tavv.*

VOLUME XXIV.

I - Pinna G., 1984 - Osteologia di *Drepanosaurus unguicaudatus*, lepidosauro triassico del sottordine *Lacertilia*. *pp. 7-28, 12 figg., 2 tavv.*

Le Memorie sono disponibili presso la Segreteria della Società Italiana di Scienze Naturali, Milano, Palazzo del Museo Civico di Storia Naturale (Corso Venezia 55)